АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

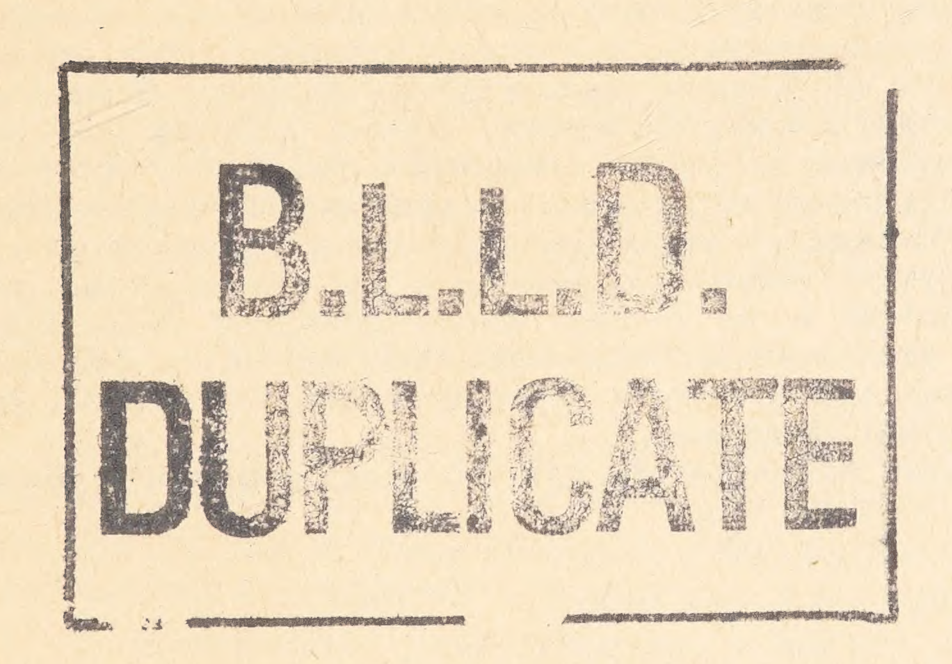
КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

СВЕРДЛОВСК, 1983



АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ



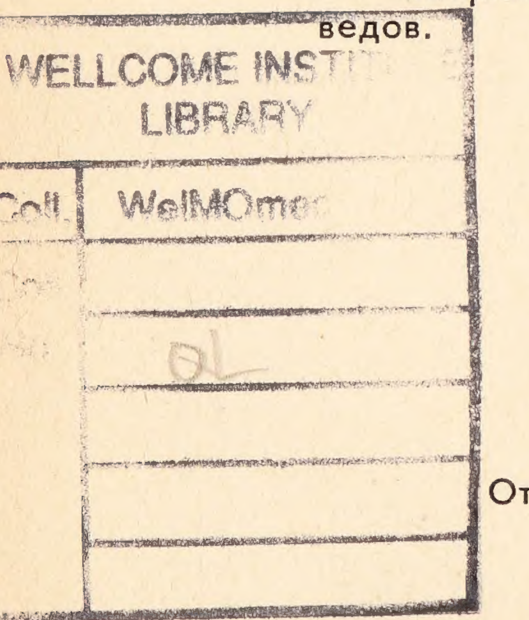
СВЕРДЛОВСК · 1983

УДК 578.087+502.55

Количественные методы в экологии позвоночных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983.

В сборнике приведены результаты количественного анализа реакций природных популяций, находящихся под воздействием естественных и антропогенных факторов. Показана процедура обработки количественных данных с применением новых и наиболее употребительных приемов математической статистики и моделирования популяционных процессов. В качестве антропогенного фактора рассмотрен промысел хищных млекопитающих, а также осуществлено его моделирование на популяциях мышевидных грызунов. Возрастные соотношения и морфологический анализ добытых животных дают возможность изучить некоторые процессы, протекающие в популяциях во времени. Подробно рассмотрены приемы преобразования возрастного состава в структуру популяции в случаях непропорционального вылова животных разного возраста и на разных фазах динамики численности. Изучена возможность количественных прогнозов состояния экосистемы под влиянием антропогенного загрязнения среды тяжелыми металлами.

Сборник предназначен для экологов, зоологов и охотоведов.



Ответственный редактор **А. В. Покровский**

К $\frac{21001-1187}{055(02)7}$ 20—1983

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. С. СМИРНОВ

АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ

Возрастная структура популяций тесно связана с динамикой их численности. Однако нет единого мнения относительно причинно-следственных связей между изменениями численности и структуры.

Промысловые объекты удобны для исследования по ряду причин. Смертность их в значительной мере определяется действием охоты. Гибель от естественных причин относительно невелика, поэтому промысловая проба, взятая на определение возраста, по соотношению возрастных групп близка к составу всей популяции. Численность промысловой популяции, в том числе и интенсивно опромышляемой, на протяжении многих десятилетий в среднем удерживается на постоянном уровне. Рождаемость и смертность строго сбалансированы.

«Способность популяции поддерживать свою численность в состоянии динамического равновесия, несмотря на изменение внешней среды, определяется приспособительными гомеостатическими реакциями отдельных особей, динамикой экологической структуры популяции и изменением ее генетического состава. Колебания качества популяции — столь же характерный ее атрибут, что и колебания численности»,— писал С. С. Шварц [6, с. 169]. Из этой цитаты можно заключить, что возрастная структура, как один из элементов экологической структуры популяции, входит в число механизмов, регулирующих численность. Но есть и другая точка зрения: «Если векторы выживаемости и плодовитости фиксированы, то возрастные распределения... стремятся к устойчивым»,— пишет Г. Коли [1, с. 183]. Иначе говоря, без изменения выживаемости и плодовитости возрастная структура не изменится. Ей отводится роль неизбежного следствия выживаемости и плодовитости. Перестройка возрастной структуры — не средство, а следствие. Она изменяется в направлении, заданном факторами рождаемости и смертности, независимо от того, будет ли эффект от перестройки гомеостатическим или противоположный ему.

К возрастной структуре популяции следует относиться как к обобщенной оценке плодовитости и смертности. Сведения о смертности можно получить именно из данных о возрастной структуре, и материалы для этого в любом потребном количестве имеются у охотников. При этом следует помнить, что достаточно высокая точность интересующих нас оценок требует, чтобы для исследования была взята выборка большого объема: не десятки, а сотни животных.

Математическая интерпретация формирования возрастной структуры

Для обеспечения стабильного уровня численности животных необходимо строгое равенство числа родившихся и погибших за период времени, превышающий длительность колебания численности. Каждая пара животных должна оставить после себя пару размножающихся потомков. Пополнение популяции за счет родившегося молодняка может сильно варьировать. Так, по данным К. П. Филонова [5], на о-ве Бирючьем весной 1958 г. в выводках лисиц встречалось в среднем 2,3 (от 1 до 3) лисят, а следующей весной 7,3 (от 5 до 11). Ясно, что интенсивное пополнение сильно омолаживает популяцию. В данном случае интенсивное размножение было направлено на компенсацию интенсивной гибели: плотность населения лисицы на острове в 1957 г. составляла 27,4 особи на 1000 га, а к следующему году интенсивным истреблением она была снижена до 7,5. Есть некая предельная плодовитость, присущая виду, и механизм регулирования численности состоит в том, чтобы снизить ее и вообще пополнение популяции при достижении определенной (высокой) плотности.

Чтобы правильно представить механизм формирования возрастной структуры популяции, целесообразно рассмотреть действующие начала в абстрактной форме, пренебрегая некоторыми деталями, достаточно хорошо известными. Если у лисицы плодовитость составляет в среднем семь щенков на пару родителей, а половое созревание наступает в возрасте 1 год, то за счет размножения численность увеличивается в 4,5 раза. Если каждая родившаяся самка через год даст только один помет, значит, через 10 лет численность лисицы возрастет в 275 тыс. раз. Приняв же установку о сбалансированной численности, мы неизбежно должны принять также, что за всю остальную часть года от одного размножения до другого численность снизится тоже в 4,5 раза, распределившись на все сезоны равномерно или в «узкий» период жизни, с избирательностью по возрасту или без него.

Гибель животного нельзя предсказать. В этом смысле причины гибели можно считать случайными, и лишь по массе данных можно оценить среднюю вероятность гибели за некий интервал

времени. Очевидно, еще в процессе возникновения вида гибель определенной части особей была не только естественным состоянием, но и необходимым условием. Г. Коли заостряет вопрос на том, правомочно ли говорить о существовании потенциальной продолжительности жизни, «возраста, до которого животное данного вида может дожить в исключительных случаях, но сверх которого жить не может» [1, с. 167]. «Животное заведомо не может прожить тысячу лет или бесконечно,— пишет автор,— однако у нас нет никаких оснований устанавливать предельный возраст ниже этого значения». Наоборот, Ю. Одум считает такой предельный возраст вполне реальным: «Максимальная продолжительность жизни особей в ...оптимальных условиях равна их физиологической продолжительности жизни...» [2, с. 221]. Это положение он подкрепляет таблицей возрастной структуры горного барана Далля в заповедных условиях. Начиная с года в течение первых 7 лет погибло 230 баранов, а в следующие 4 года — 563. Очевидно, старые животные погибают от таких причин, которые для средневозрастных не представляют опасности.

Строя математическую модель процесса гибели животных, вначале следует предельно упростить экологическую ситуацию. Исключим совсем еще молодых, недостаточно подготовленных к самостоятельной жизни животных, а также дряхлых, сопротивляемость которых снижена. Внешние условия неизбежно приводят к гибели части животных. Каждая особь имеет шанс выжить. Есть определенная вероятность погибнуть за взятый для отсчета промежуток времени, и на множестве животных она реализуется долей погибающих q и долей благополучно выживших p. Эти сохранившиеся от гибели животные в следующий такой же промежуток времени снова разделяются в той же пропорции на погибших и выживших.

Возьмем абстрактный случай: $p=0{,}9$, $q=0{,}1$. Теперь пусть абстрактные факторы гибели будут усилены вдвое (или в иное количество раз). Удвоение можно обеспечить, увеличив вдвое число охотников, число выставленных ловушек, либо число дней, в течение которых ведется добыча с премением неизменных средств. Удвоение действия факторов (2 дня, месяца или года вместо одного) приведет к следующему. За первый период времени из каждой тысячи животных погибнет 100; из сохранившихся 900 особей 90 погибнут за второй период. В общей форме численность каждой возрастной группы под действием охоты будет уменьшаться в геометрической прогрессии:

$$N_t = N_0 B^t.$$

Здесь N_0 — начальная численность животных, N_t — численность сохранившихся после приложения t промысловых усилий, B — выживаемость за единичный интервал времени. Усиление промысловой или иной нагрузки, приводящей к гибели, в t раз обусловит снижение численности в B^t раз. Пропорционально уси-

лению нагрузки изменяются не общая добыча и не выживаемость, а логарифм последней:

$$\log B^t = t \log B.$$

Таким образом, зная выживаемость за короткий отрезок времени, можно вычислить ее за весь промысловый сезон, а также наоборот, имея суммарные данные об уменьшении численности животных за несколько лет можно вычислить за один год. Однако сама выживаемость — для практической работы более удобный показатель, чем ее логарифм. Принятое в зарубежной литературе обозначение «удельная выживаемость», на наш взгляд, излишнее, ибо предполагает строго фиксированную единицу времени (обычно год), тогда как в ряде случаев по ходу исследования приходится проводить вычисления в расчете как на больший, так и на меньший срок.

Допустим, что вероятность гибели не зависит от возраста. Заданная нами либо природными условиями, как и совместным действием тех и других, вероятность гибели совершенно однозначно сформирует экспоненциально убывающий ряд численностей исходно взятой группы животных. Приняв исходную численность за N_0, получим ряд: N_0, N_0В, N_0В^2, N_0В^3 и т. д., пока от исходного количества не останутся единичные животные. Так, если выживаемость за единицу времени (за день, месяц или год) равна 0,9, то через 10 таких интервалов сохранится 35 % животных, через 22 интервала — 10 %. Естественно возникает вопрос, пойдет ли охотник на промысел после того, как численность объекта уменьшится в 10 раз? В промысле так и наблюдается: к концу сезона число охотников уменьшается. Но мы рассматриваем стабильную популяцию, которая в результате размножения восстанавливает численность, поэтому охотники и через год, и через 10 лет находят добычу в неубывающем количестве. Постоянный уровень численности подразумевает постоянное же количество размножающихся животных, постоянное пополнение молодняком. В результате у промысловой пробы, взятой за один сезон, возрастная структура оказывается точно такой же, в какой последовательности изменяется численность отдельно взятой генерации год за годом.

Если численность лисицы весной будет увеличиваться в 4,5 раза (семь молодых на пару взрослых), снижение за остальную часть года тоже должно быть 4, 5-кратным, т. е. $B = 0{,}222$. При допущении равной вероятности гибели независимо от возраста из каждой тысячи родившихся доживет до года 222, до 2 лет 49, до 3 лет 11 и до 4 лет две-три особи. Но и в этом случае 222 особи дадут по одному выводку молодых, 49 — по два, 11 — по три, т. е. от этой 1000 родившихся появится 1633 потомка, что снова не укладывается в требование стабильной численности.

Мы настолько упростили экологическую ситуацию, что про-

веденные вычисления получились далекими от реальности. Прежде всего молодняк погибает значительно интенсивнее, особенно в ранний период жизни и в первый промысловый сезон. Кроме того, плодовитость исследуется в небольшом объеме, значит, с невысокой точностью. Выводить возрастную структуру даже стабильной популяции на основании данных о размножении было бы неосторожно.

За меру восстановления численности мы приняли число рождающихся щенков, приходящееся на пару родителей. Примем к сведению замечание Г. Коли: «Момент рождения является произвольной точкой отсчета в жизненном цикле и... с тем же успехом может быть взята любая другая произвольная точка. До нее существование особи в популяционном анализе игнорируется, а в момент достижения возраста, соответствующего этой точке, особь учитывается в качестве составляющей плодовитости» [1, с. 176]. Имеет смысл считать прирост промысловой популяции не на момент рождения щенков, а к началу промыслового сезона. В данном случае отпадает необходимость в исследовании плодовитости самок и смертности щенков в ранний период их жизни. Достаточно будет знать, в каком количестве влился в популяцию молодняк к тому моменту, с которого начинается изучение структуры, т. е. к началу промыслового сезона. Эти сведения мы получим из пробы, анализируемой на возрастную структуру. Имеются основания считать, что и к началу промыслового сезона численность пополнения стабильной популяции постоянна из года в год, а само пополнение численности равно количеству животных старшего возраста, погибающих за год.

Можно построить модель возрастной структуры, достаточно приближенную к реальной популяции. Она характеризуется постоянством численности и одинаковой во всех возрастах выживаемостью. Величина пополнения однозначно определяется величиной выживаемости. Больше популяции ничего не требуется для длительного благополучного существования. Правда, совершенно не приняты в расчет периодические изменения численности, но и многие другие природные явления, проявляющиеся во всем многообразии случайных и неслучайных отклонений, обычно выражают посредством средних значений. Располагая данными о соотношениях возрастных групп за достаточно большой период, можно нивелировать вместе с колебаниями численности и колебания этих соотношений. Обнаруженные отличия фактической возрастной структуры от ожидаемой исходя из соображений, лежащих в основе модели, и послужат материалом для обсуждения.

Некоторые отличия можно предвидеть. Главное — обнаружить в возрастном ряду такие возрастные группы, которые представляют собой участок геометрической прогрессии, удовлетворяя искомому требованию. Выпадать из этого ряда могут ста-

рые животные с пониженной сопротивляемостью к неблагоприятным внешним воздействиям. Действительно, если не существует такого предельного возраста, сверх которого животные не живут, то могут быть выделены дряхлые животные, занимающие низшие ступени иерархической лестницы, хуже размножающиеся или совсем выключающиеся из размножения. Еще важнее, что в самых младших возрастных группах наблюдается пониженная выживаемость [4]. Если можно не принимать во внимание самых старых животных из-за их малочисленности, особенно в интенсивно опромышляемой популяции, то, исключив из общего ряда молодых животных, придется затем уделить им особое внимание.

В статистике принято понятие о репрезентативной (представительной) выборке, т. е. о такой выборке, которая не обнаруживает закономерных отклонений от генеральной совокупности. Приняв указанные выше ограничения по количеству анализируемых возрастных групп, мы тем самым обеспечим репрезентативность, т. е. соотношения возрастных групп в пределах установленного интервала можем экстраполировать на всю изучаемую популяцию.

В книге Г. Коли [1] рассмотрены шесть методов составления демографических таблиц. Предлагаемый нами вариант сходен с методом 4, с той разницей, что анализируются не выборки двух смежных лет с обязательным условием изъятия одинаковой доли животных в оба года (автор сам отмечает: «Очень трудно в двух последовательных выборках изымать из популяции одну и ту же ее часть»), а сравниваются две смежные возрастные группы, оказавшиеся в одной и той же выборке, да еще с предварительно установленным условием, что вероятность быть добытыми в обеих группах одинакова.

Следует провести более тщательное сравнение методов с методом 5, разработанным Диви (см. [2]). Если остатки всех погибших животных можно обнаружить и по ним определить возраст гибели, процедура составления демографической таблицы оказывается предельно простой и совсем не требует, чтобы вероятности гибели хотя бы в немногих возрастных группах оказались одинаковыми. Наоборот, такого рода данные сами используются для оценки вероятности гибели по каждой возрастной группе в отдельности. Но у этого метода есть свой недостаток: обязательно нужно, чтобы вероятность обнаружения погибших животных была одинаковой для всех возрастных групп. Иначе его пришлось бы использовать с теми же ограничениями (исключать подозрительные возрастные группы), какие предлагаем мы для анализа возрастного состава промысловых проб. Но даже такое ограничение к методу Диви применить нельзя, потому что анализ начинается с самых старых животных. Проиллюстрируем этот метод на простом числовом примере.

Пусть среди погибших животных возрастные группы от

младших к старшим представлены в следующих количествах: 256, 128, 64, 32, 15, 8, 4, 2, 1,1. Если вычислить накопленные суммы, начиная с последней (с единицы), то и исходный ряд, и ряд накопленных сумм окажутся геометрической прогрессией с убыванием ежегодно точно вдвое. Но представим, что черепа самых старых животных (с наиболее развитыми рогами или другими признаками) подобрали проходившие туристы, а исследователю достался ряд с количеством животных в возрастных группах, равным 256, 128, 64, 32, 16 и 8. Недостает только восьми черепов, к тому же в шести имеющихся возрастных группах убывающая геометрическая прогрессия осталась безупречной. Однако суммирование, начиная с самой старшей группы, даст ряд: 504, 248, 120, 56, 24 и 8. Выживаемости в этих возрастных интервалах получается 0,49, 0,48, 0,47, 0,43 и 0,33. Из 512 черепов изъяты только восемь, а в результате неверно не только заключение о величине выживаемости, но не обнаружено и заданное нами постоянство данного показателя.

Разумеется, от охотников мы получим черепа погибших животных. Но кроме гибели от промысла, есть еще и гибель от естественных причин. И до тех пор, пока соотношение этих двух категорий смертности одинаково, даже изменение выживаемости от возраста к возрасту не помешает использовать метод Диви. Но возрастание естественной гибели старших животных без пропорционального усиления их добычи приведет именно к результату, рассмотренному выше. Однако даже если структура популяции строго следует убывающей геометрической прогрессии, а выборка репрезентативна, численности возрастных групп не дадут постоянных значений показателя выживаемости из-за случайных отклонений. Задача состоит в том, чтобы доказать, что в некотором интервале возрастов численность возрастных групп убывает в такой последовательности, отличие которой от искомой геометрической прогрессии не выходит за пределы, допускаемые случайными отклонениями.

Наиболее удобен для проверки критерий хи-квадрат Пирсона. Продемонстрируем его на конкретном примере. Возрастные соотношения волков, добытых с 1910 по 1980 гг (черепа хранятся в музеях страны), таковы: в возрасте от 2+ до 7+ лет имеется 136, 108, 86, 53, 44 и 31 экз. Делением каждого последующего числа на предыдущее получаем такие выживаемости: 0,794, 0,796, 0,616, 0,830, 0,704. Закономерного, однонаправленного изменения выживаемости незаметно, однако и о постоянстве значений полученных чисел говорить трудно. Различия могут оказаться случайными, но могут и выйти за пределы случайных.

Даже для существенно различных чисел можно отыскать среднее значение. В нашем случае можно провести усреднение разными способами: найти уравнение прямой линии изменения логарифмов численностей волков от возраста к возрасту; найти

среднюю геометрическую для вычисленных выживаемостей; вычислить по крайним числам ряда выживаемость за пятилетний срок и извлечь корень пятой степени. Все эти способы с несущественными расхождениями дают среднюю выживаемость 0,74. Если теперь взять за основу численность первой из имеющихся возрастных групп (136) и последовательно умножать ее на 0,74, то сумма шести полученных закономерно убывающих чисел составит только 437 вместо имеющихся у нас 458. В таком случае численность первой возрастной группы нужно пропорционально увеличить и повторить процедуру повторного умножения 142,5 на 0,74, чтобы сумма выровненных членов ряда тоже составила 458. Полученный выровненный ряд численностей возрастных групп — 142,5, 105,4, 78,0, 57,7, 42,7 и 31,6 — остается сопоставить с фактическим рядом по критерию хи-квадрат. Оказывается, различие между фактическим и вычисленным рядом равно 1,61. При имеющихся пяти степенях свободы можно с 90 %-ной уверенностью считать, что все отклонения не выходят за пределы случайных. А чтобы отказаться от гипотезы равной вероятности добычи разновозрастных в пользу альтернативной, потребовалось бы значение хи-квадрат не меньше 11.

Итак, вероятности гибели волка в возрасте от 2+ до 7+ лет не различаются (включая истребление и естественные причины). Это означает, что количественные соотношения возрастных групп как в исследуемой пробе, так и в генеральной совокупности равны между собой и не изменяются в рассмотренном интервале возрастов. Если это наблюдалось на 60-летнем интервале, то, надо полагать, останется верным для любого отрезка времени в пределах такого срока и на любое отдаленное будущее: добыча и общая гибель волков в рассмотренном пятилетнем интервале равновероятна и от возраста не зависит.

Среди исследованных волков есть животные старше восьми лет: 16 экз. возраста 8+, девять — возраста 9+, шесть — возраста 10+ и 10 волков еще более старых, до 14 лет включительно. Но если бы убывание шло с В = 0,74, следовало бы ожидать в том же порядке 23, 17, 13 и 25. Таким образом, включение только трех следующих возрастов увеличило бы критерий χ^2 до 11, т. е. до значения, при котором нельзя признать весь ряд единой убывающей прогрессией. Важна и другая сторона вопроса. Вместо 78 волков старших возрастов в выборку попали только 37. Разницу (41) составили волки, которые в свое время сохранились живыми. По прошествии нескольких лет их не оказалось ни среди живых, ни среди добываемых охотниками. Нет даже оснований полагать, что они стали намного осторожнее и больше не попадают в капканы и под выстрел охотника. Напротив, взятые независимо от средневозрастных волков, они обнаруживают интенсивное убывание от возраста к возрасту с показателем выживаемости В = 0,56, т. е. за год из них погибает такая же доля, какая у средневозрастных за 2 года. Не остается иных

мнений, кроме одного: в этом возрасте они погибают естественной смертью и не попадают в музейные коллекции.

Вероятнее всего, старые животные, потерявшие способность размножаться или изгоняемые из стай матерыми волками, уже не имеют значения для динамики численности популяции. Ими можно пренебречь: из общего числа поступивших на определение возраста (1297 экз.) обнаруженные в пробах старые волки составляют 3 %.

Кроме 458 матерых животных, образующих ядро популяции, в коллекциях имеется еще 217 переярков и 581 прибылой. При допущении неизменной вероятности выживания их могло быть 192 и 260. Добыто же на 25 и 320 экз. больше того, что возможно по условию одинаковой выживаемости. Нет никакого сомнения, что прибылые, а возможно, и переярки добываются избирательно, и в расчете на одного взрослого их добывается больше, чем имеется в природе, а к концу сезона охоты остается меньше.

Заметим, что если ядро популяции ежегодно уменьшается на 26 %, а общая численность не испытывает стремительного снижения, оставаясь примерно в одних пределах, значит, ежегодно потери из этого ядра должны компенсироваться за счет переярков. Сохранившиеся переярки становятся двухлетними, а следующая за ними группа трехлетних составляет 0,74 от их численности, или иначе, их численность составляет 1,35 от численности трехлетних.

Если известна истинная выживаемость для нескольких возрастных групп, а для предшествующей неизвестна, то путем несложных вычислений можно вывести формулу для вычисления выживаемости такой группы с избирательной добычей:

$$\widehat{B}_x = \frac{\overline{B}_x}{\overline{B}_x + 1 - \widehat{B}_{x+1}}, \tag{3}$$

где $\widehat{B}_x$ — истинная выживаемость интересующей нас возрастной группы, $\overline{B}_x$ — ее кажущаяся выживаемость, полученная делением следующей за ней возрастной группы на численность ее самой; $\widehat{B}_{x+1}$ — истинная выживаемость возрастной группы, старшей на год. Условием равенства истинной и кажущейся выживаемости, как уже было отмечено, является сохранение убывающей геометрической прогрессии на протяжении не менее 3 лет.

Для переярков $\overline{B}_1=0{,}627$, а для прибылых $\overline{B}_0=0{,}373$. Истинные выживаемости их, вычисленные по приведенной формуле, равны $\widehat{B}_1=0{,}707$, $\widehat{B}_0=0{,}560$. Вероятность гибели переярков лишь в 1,15 раза выше в сравнении с матерыми, и даже на довольно обильном материале, каким мы располагаем, отличие не достигает достоверных значений. Но вероятность гибели прибылых в 1,92 раза выше в сравнении с матерыми и в 1,67 раза выше в

сравнении с переярками. Сохраняя за животными популяционного ядра их фактические численности, после выравнивания мы получили для группы 2+ численность 142,5. Это число равно 0,707 от численности переярков, т. е. от 201. Прибылых же имелось 201/0,56 = 359. Прибылых добыто на 222 больше, чем можно было ожидать при пропорциональном изъятии. Теперь возрастной состав представляется нам иным, чем в первоначальном виде: 359, 201, 142, 105, 78, 58, 43 и 32 — до возраста 7+ включительно. Можно вычислить количество прибылых, приходящихся на одного потенциального родителя, выразив тем самым интенсивность пополнения в результате размножения. Родителями прибылых являются волки возраста 2+ и старше, переярков — 3+ и старше. Старшими являются и 8-, 9- и 10-летние волки, которым при рождении переярков было 6, 7 и 8 лет и они еще входили в популяционное ядро. Можно полагать, что надо принимать во внимание не фактическое количество этих уже состарившихся животных, а вычислить их вероятную численность как продолжение единой прогрессии. Можно считать, что 10-летние уже не размножаются. Есть наблюдения, что в таком возрасте самки малоплодны, да и количество их в популяции невелико. При такой установке, за особую точность которой нельзя ручаться, для 359 прибылых родителями были в порядке увеличения возраста 142, 105, 78, 58, 43, 32, 23 и 17 волков (всего 498). Прибылых приходится по 0,72 на одного родителя, или по 1,44 на пару. Если учесть, что за истекший год численность взрослых волков, готовившихся быть родителями, уменьшилась на 26 %, пополнение прибылыми в расчете на этих волков оказывается только по одному на пару взрослых. Родителями 201 переярка являются те же взрослые волки, за исключением 142 их старших братьев и сестер, но с добавлением 13 волков, достигших 10-летнего возраста (всего 369). На каждого потенциального родителя приходится по 0,545 переярков, готовящихся к близкому размножению. На самом же деле их родителями были и те волки, которые погибли в течение двух лет, т. е. все эти переярки являются потомками 674 волков. От каждой размножавшейся в свое время пары вступит в размножение только 0,6 потомка.

Выживаемость матерых волков, равная 0,74, указывает и на то, что от каждой сотни впервые размножающихся пар в следующий сезон примут участие в размножении только 74 и т. д. Сколько приплодов даст в среднем приступившая к размножению волчица, определится средним возрастом матерых зверей. Если не считать животных, возраст которых превысил 10 лет, то средний возраст оказывается 3,2 года (еще и с плюсом, потому что расчет ведется для зимы, следующей за сезоном размножения). Значит, каждая волчица за всю жизнь дает в среднем 3,2 выводка, и из ее потомства в размножение вступает около двух потомков. Как видим, баланс получается практически пол-

ный: численность поколений из года в год остается одинаковой. Если провести более строгие вычисления, то на каждую пару родителей после их смерти приходится не два потомка, а только 1,92 (в 1,04 раза меньше). Но это в среднем за 3,2 года жизни, и дефицит пополнения в расчете на каждый год составит 1,01-кратную недостачу волков. Не следует придавать этим ничтожным величинам сколько-нибудь существенного значения, потому что некоторые факторы учтены нами неточно. Даже при довольно большом количестве волков, поступивших в наше распоряжение, показатель выживаемости для популяционного ядра определен с немалой статистической ошибкой. Сборы волчьих черепов и поступление их в музеи не распределяются равномерно на все годы, а в большей доле приходятся на годы интенсивной борьбы с волком, особенно на ее начальной период. Поэтому полученную возрастную структуру можно рассматривать как приближение к реальной структуре популяции.

Вернемся к точкам зрения Коли и Одума на предельную продолжительность жизни. Разумеется, и Одум не представляет предельный физиологический возраст, как определенное количество лет, месяцев и дней, а как некий довольно растянутый период угасания функций организма. Выразим эти точки зрения через вероятность гибели животных: либо животное имеет одну и ту же вероятность гибели как в среднем возрасте, так и 5—10 лет спустя, либо с некоторого возраста вероятность гибели существенно возрастает. В таком случае чем старше животное, тем вероятнее, что оно погибнет от таких причин, которые для зрелого животного почти не представляют опасности.

Пусть вероятность гибели остается постоянной или по крайней мере не возрастает по мере старения животного. Возрастная структура популяции и выборки из нее должна выглядеть как убывающая геометрическая прогрессия; и чем многочисленнее взятая для анализа проба, тем больше окажется предельный возраст. Наоборот, если вероятность гибели у старых животных непрерывно возрастает, то на каком-то этапе увеличения объема пробы не будет появляться более старых животных. Применительно к промысловым животным этот процесс надо понимать как перераспределение погибающих животных между промысловым изъятием и естественной гибелью. Чем старше животное, тем больше вероятность, что оно погибнет естественной смертью и не будет объектом исследования в промысловой пробе.

Два примера анализа возрастной структуры можно рассматривать как классические: структура горного барана Далля в национальном парке Мак-Кинли (Deevy, 1947, цит. по [3, табл. 13. 1] и гималайского тара в Новой Зеландии [1, табл. 8, 6].

Не касаясь пока поправки, введенной Коли с учетом того, что сбор материала проводился на фоне закономерного роста

численности тара, приведем выживаемости, начиная с возраста в 1 год: 0,97, 0,96, 0,95, 0,91, 0,90, 0,87, 0,85, 0,82, 0,78 и 0,77. Заметим, что в распоряжении исследователя было только 120 черепов, так что старшие возрастные группы были представлены единичными особями, а самая младшая — 25. Очевидно, это количество следует понимать не в его абсолютном значении, а в пределах возможной статистической ошибки 25±5. С 1 года до 7 лет убывание числа таров в выборке не отличается от геометрической прогрессии с В = 0,83 при хи-квадрате, равном 2,16. Поправка же на рост численности сводится к тому, что если численность ежегодно увеличивается в K раз (в e^r раз), то полученный усредненный показатель выживаемости В надо умножить на K. При $r = 0{,}12$ выживаемость во всем интервале возрастов (с 1 до 7 лет) можно принять неизменной и равной 0,936 с таким же основанием, как и равномерно убывающей. Убывание количества таров в возрасте после 7 лет не подчиняется прежней геометрической прогрессии, что подкрепляется наличием только девяти старших животных вместо ожидаемых 17. Использованная автором математическая процедура не вскрыла тот факт, что в пробе за первые 5 лет жизни численность животных в возрастных группах уменьшилась вдвое, а за следующие 4 года — втрое, и что с 1 до 6 лет, судя по снижению выживаемости тара с 0,97 до 0,87, факторы гибели усилились в 4,6 раза, а с 6 до 10 лет (уменьшение выживаемости с 0,87 до 0,77) — всего лишь в 1,9 раза. Разумеется, любое исследование не может быть исчерпывающим, и по имеющимся данным можно заключить, что по мере старения животных факторы гибели усиливаются, но не с ускорением, а замедляясь. Не исключено также, что рост численности, более интенсивный 8—10 лет назад, постепенно замедлился, и вносить единую поправку для всех возрастов ненадежно.

Возрастная структура горного барана восстановлена по возрасту 608 погибших животных. Процедура, предложенная Диви, позволяет заключить, что выживаемость закономерно убывает, начиная с годовалого возраста: с 0,985 до 0,930 у шестилетних и до 0,381 у десятилетних. Следовательно, факторы, приводящие к гибели, за первые 6 лет увеличились в 4,8 раза, а за следующие 4 года — в 13,3 раза. Здесь не только не возникает сомнения, что с увеличением возраста выживаемость снижается, в особенности у наиболее старых баранов, но и вероятность гибели увеличивается (начиная с 6 лет) последовательно в 1,04; 1,15; 1,34; 1,5; 5,65 и 7,37 раза.

Любая закономерность не проявляется в чистом виде. Обычно она скрыта за массой случайных помех, и задачи исследователя — вычленить ее и дать правильное истолкование. Рассмотренные примеры с гималайским таром и бараном Далля, несмотря на общее сходство, обладают и существенным различием. Не потому ли в отличие от тара выживаемость барана к

старшим возрастам снижается значительнее, что тар не достиг предельно возможной численности, а баран, находясь под полной охраной, стабилизировал численность на наиболее высоком уровне? В таком случае это наглядный пример точки зрения Ю. Одума: находясь в оптимальных условиях, значительная часть животных приближается к физиологической продолжительности жизни. Есть, однако, некоторая неясность и с популяцией барана Далля. Количество животных, обнаруженных погибшими, составляет семь в возрасте от 1 до 2 лет и 114 в возрасте 9—10 лет. Числа этого ряда не отличаются от геометрической прогрессии с ежегодным возрастанием количества обнаруженных погибшими в 1,42 раза ($\chi^2=7{,}6$, $0{,}3>p>0{,}2$). Мьюри собирал черепа баранов для Диви [3] в течение нескольких лет. Но не происходило ли в течение десятилетия, предшествующего сбору материала (до 1937 г.), интенсивного снижения численности? Если бы дело обстояло так, то многочисленность животных, родившихся в конце двадцатых годов, и могла бы объяснить такую ситуацию.

Возрастной состав популяции, основанный на анализе выборочных данных, в одних случаях дают в абсолютных количествах животных, поступивших на исследование, в других — в процентах от общего количества исследованных; есть прием, в котором проводят пересчет всех возрастных групп на 100 или 1000 животных младшей возрастной группы. Так, возрастной ряд горного барана Далля в книге Ю. Одума начинается с 1000 животных возраста 0—0,5 года, а в книге Р. Риклефса — с 608 экз., имевших возраст 0—1 год. Соотношения смежных возрастных групп при этом не изменяются. Но если мы имеем дело с выборками, в которых отдельные возрастные группы оказываются в избытке или, наоборот, в недостатке против того, что есть в природе (в частности, избыточное количество животных младшей возрастной группы), неправильно принимать за 100 % весь объем анализируемой выборки. Нами исследовано 1297 волков, но 222 прибылых попали вследствие избирательной добычи и около 40 старых волков не попали в пробу из-за интенсивной гибели. Оба эти числа — результат математических преобразований, они не могут претендовать на абсолютную точность, как и вычисленное по данным плодовитости количество новорожденных, которое, в частности, принимается за единицу при построении демографической таблицы гималайского тара [1].

В предлагаемом нами методе восстановления структуры популяции по структуре (соотношению возрастных групп) в популяционном ядре, не требующем преобразований для экстраполяции выборочных данных на всю популяцию, считаем целесообразным именно эту часть животных приравнивать к единице: например, считать, что в пределах от 2 до 7 лет имеется 1000 волков. С учетом этого построена табл. 1, где заданы различные выживаемости популяционного ядра (0,9, $0{,}9^2$, $0{,}9^3$, $0{,}9^4$,

Таблица 1

Изменения возрастной структуры популяции волка при вероятности гибели, различающейся в соотношении 1:2:3:4:5

Возраст, лет	Выживаемость				
	0,9	0,81	0,729	0,656	0,5905
0+	300,57	525,18	890,71	1470,22	2369,38
1+	243,46	344,57	473,36	632,88	826,15
2+	213,42	264,78	318,86	373,71	427,64
3+	192,08	214,47	232,45	245,19	252,52
4+	172,87	173,72	169,45	160,87	149,11
5+	155,58	140,72	123,53	105,55	88,05
6+	140,02	113,98	90,05	69,25	51,99
7+	126,02	92,32	65,65	45,43	30,70
8+	102,08	60,57	34,89	19,56	10,70
9+	82,68	39,74	18,54	8,42	3,73
10+	66,97	26,07	9,85	3,62	1,30

Примечание. Численность популяционного ядра (2+ — 7+) равна 1000 особям.

$0{,}9^5$, т. е. факторы гибели взяты в соотношении 1 : 2 : 3 : 4 : 5). Может быть, и не абсолютно верно, что после 8 лет волки не размножаются, но основная масса дает потомство в возрасте от 2 до 7 лет, поэтому количество прибылых (при разных значениях выживаемости матерых волков) можно отнести на 1000 родителей.

В табл. 1 следует обратить внимание на два важных обстоятельства. Прежде всего, по мере усиления факторов, приводящих к гибели взрослых животных, возрастает пополнение молодняком: с 300 прибылых на 1000 взрослых при выживаемости последних 0,9 до 2369 при выживаемости 0,59 (4,7 прибылых на пару родителей). Откуда возьмутся эти прибылые или, наоборот, куда исчезнут при высокой выживаемости взрослых — вопрос, относящийся к механизму обеспечения гомеостатических реакций популяции. Напомним лишь пример с лисицей на о-ве Бирючьем, свидетельствующий о том, как резко может измениться пополнение популяции молодняком по мере надобности.

В рассмотренных пределах выживаемости взрослых волков пополнение изменяется в 7,88 раза. Численность переярков, естественно, всегда меньше в сравнении с количеством прибылых, но изменяется она только в 3,4 раза, а число волков возраста 2 + — только вдвое.

Обратим внимание и на другую особенность. Мы взяли вероятность гибели прибылых в два раза большую вероятности гибели матерых волков, а переярков — в 1,25 раза. Эти соотношения близки к фактически полученным нами данным. Принято также, что вероятность выживания 8—10-летних волков вдвое ниже по сравнению с матерыми. Это соотношение тоже

Таблица 2

Изменение возрастной структуры волка по десятилетиям

Возраст, лет	До 1940 г.	1941—1950 гг.	1951—1960 гг.	1961—1970 гг.	1971—1980 гг.
0+	573,05	705,68	566,49	762,17	882,45
1+	331,14	485,53	327,46	394,00	496,82
2+	258,64	332,86	252,52	290,50	370,64
3+	212,09	236,12	209,59	223,68	244,62
4+	173,91	167,64	173,96	172,24	161,45
5+	142,61	119,03	144,39	132,62	106,56
6+	116,93	84,51	119,84	102,12	70,33
7+	95,88	60,00	99,47	78,63	46,42
8+	64,47	30,30	68,52	46,62	20,22
9+	43,35	15,25	47,21	27,64	8,81
10+	29,15	7,67	32,52	16,39	3,84
B_{2-7}	0,82	0,71	0,83	0,77	0,66

близко к фактическому, хотя ясно, что не все волки переходят из категории матерых в категорию старых в одном и том же возрасте. Но если приведенные нами числа дают представление о соотношении возрастных групп в природе, то разности между смежными группами есть количество погибающих в течение года. Рассмотрим лишь количество погибающих в возрасте от 5 до 9 лет. При В = 0,9 за год погибает 15,5; 14; 24 и 19,4 животных, при В=0,81 — 26,7; 21,7; 31,7 и 20,8; при В= =0,729—33,5, 24,4; 30,8 и 16,3; при В=0,656—36,3; 23,8; 24,9 и 11,1; при В=0,59 — 36,0; 21,3; 20,0 и 7,0. Здесь важно отметить, что в условиях хорошей выживаемости гибель в восьмилетнем возрасте значительно выше, чем в семилетнем, но эта разница сглаживается по мере возрастания смертности, так что при увеличении факторов смертности вдвое количество погибших меньше, чем в предыдущей возрастной группе.

Мы уже обращали внимание, что в популяции гималайского тара выживаемость снижается с увеличением возраста, но перепады не очень резкие. По данным автора, популяция находится на стадии роста численности. Во всяком случае факторы смертности, зависящие от плотности популяции, здесь должны быть выражены слабее, чем в популяции барана Далля. Отсюда и различия в темпе снижения выживаемости, резко выраженные у старших животных.

Возрастная структура волка в обобщенной форме отнесена к условиям, обеспечивавшим стабильную среднюю численность. Но за рассматриваемый длительный период времени были как подъемы, так и спады численности в связи с разной интенсивностью борьбы с этим зверем. Все материалы можно рассмотреть

с разбивкой по десятилетиям. Количество волков, поступивших в музеи до 1940 г., невелико. Численности прибылых и переярков вычислены по их истинной выживаемости, для 8—10-летних выживаемость принята вдвое ниже, чем для популяционного ядра.

Следует отметить, что количество 8—10-летних волков, вычисленное в табл. 2, в каждом десятилетии составило 137, 53, 148, 90 и 33 на 1000 матерых, а фактически было 96, 56, 72, 100 и 45 на 1000 матерых. Прибылых же было фактически добыто 1346, 760, 1396, 1600 и 1500 на 1000 матерых.

Два из рассмотренных десятилетий, как известно, были периодом роста численности (1941—1950 и 1971—1980 гг.). Наиболее интенсивное истребление шло в 1951—1960 гг. и, вероятно, до 1940 г. Выживаемости, вычисленные для каждого десятилетия, свидетельствуют, казалось бы, об обратном. Но надо учесть, что поправка на изменение численности в эти периоды не введена. Важно то, что количество переярков, пополняющих популяционное ядро, максимально именно в периоды роста численности, а минимально в 1951—1960 гг.— годы интенсивного снижения численности. Доля прибылых обнаруживает в общем ту же закономерность, только заметное увеличение прибылых отмечено уже в 1961—1970 гг. Различается и отношение количества добытых прибылых волков к количеству имевшихся в популяции: по десятилетиям это составит 2,35, 1,08, 2,47, 2,10, 1, 70.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
2. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
3. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
4. Смирнов В. С., Корытин Н. С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. 78 с.
5. Филонов К. П. Охотоведение. Динамика численности копытных животных и заповедность. М.: Лесная промышленность, 1977. 232 с.
6. Шварц С. С. Эволюционная экология животных: Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1969, вып. 65. 200 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

Н. С. КОРЫТИН, Н. Н. СОЛОМИН

ОЦЕНКИ ВЫЖИВАЕМОСТИ И СКОРОСТИ РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛИСИЦ ИЗ ПРЕДУРАЛЬЯ И ЗАУРАЛЬЯ

Всякое исследование вида, эксплуатируемого человеком, может предполагать конечной задачей выработку оптимальной стратегии эксплуатации. Подобная стратегия предусматривает изучение путей максимизации дохода, не приводящих к снижению численности популяции [2, 10]. При изучении видов, эксплуатация которых продолжается длительный промежуток времени и не приводит к исчезновению вида, создание такой стратегии требует знания стихийно установившейся зависимости между интенсивностью изъятия животных и численностью популяции.

Цель настоящей работы — оценка коэффициента общей смертности (термин взят в интерпретации У. Рикера [5]), скорости роста популяции и попытка сравнения интенсивности изъятия (в нашем случае это коэффициент общей смертности) на разных фазах динамики численности.

Основные способы оценки выживаемости известны давно — со времен возникновения демографии человека. В применении к популяциям диких млекопитающих способы оценки выживаемости описаны наиболее подробно Г. Коли [2]. Им предложено шесть способов оценки, отличающихся друг от друга не столько сутью, сколько материалом, необходимым для оценки выживаемости тем или иным способом. Первые четыре способа требуют данных по поимке меченых животных. Последние два позволяют оценить выживаемость при сборе погибших животных либо при отстреле. Все шесть способов неявно предполагают оценку выживаемости у видов, не подвергаемых интенсивной эксплуатации.

Нас интересует способ оценки выживаемости у интенсивно эксплуатируемых видов. Помимо естественной гибели, определяющей понятие выживаемости у непромысловых видов, в понятие выживаемости у промысловых видов будет входить интенсивность промысла, вернее, добыча животных определенного возрастного класса.

Наиболее доступным материалом для оценки выживаемости

у наземных промысловых видов будут тушки или черепа добытых охотниками животных. Поскольку период промысла ограничен, в такой выборке будут отсутствовать животные самых младших возрастных классов. Характер смертности от промысла упрощенно можно сравнить со смертностью от стихийного бедствия. В ответ на увеличение смертности в эксплуатируемой популяции может увеличиваться плодовитость или уменьшаться естественная смертность (Эррингтон, 1949; цит. по [4]), или то и другое вместе. Конечно, оценка выживаемости животных в интенсивно опромышляемой популяции годится только для исследования вопросов, связанных с промыслом. Естественную смертность невозможно оценить прямо, если собирать для этого тушки добытых охотниками животных. Можно только предполагать ее наличие. Так, если интенсивность промысла была постоянна в течение нескольких лет, а скорость роста популяции равна нулю, то удельная выживаемость взрослых животных постоянна (такая выживаемость характерна для многих видов промысловых рыб), т. е. естественная смертность животных также постоянна. Можно предположить, что здесь происходит другой процесс, в результате которого суммарная смертность также будет постоянна. По мере увеличения возраста животные все больше набираются опыта избегать ловушки, и смертность от промысла понижается, но происходит увеличение смертности от естественных причин. Суммарная же смертность может оставаться постоянной. В последнем случае оценка удельной выживаемости по данным промысла может быть близка к истинной независимо от направлений векторов промысловой и естественной смертности. Подобные гипотетические ситуации подробно рассмотрены У. Е. Рикером [5]. Какой процесс происходит на самом деле в популяции, мы не знаем, здесь рассмотрены два из многих возможных вариантов с целью показать, что оценка естественной смертности как взрослых, так и молодых животных имеет принципиальное значение. Однако в настоящее время мы не имеем возможности по выборке черепов, взятых от охотников, оценить с той или иной степенью и точностью естественную смертность взрослых животных, поэтому при анализе выживаемости пока предполагаем, что естественная смертность в эксплуатируемой популяции незначительна и не оказывает большого влияния на оценку выживаемости. Во всяком случае сейчас мы вынуждены принять, что оценка выживаемости формируется исключительно под влиянием промысла.

Оценить, как изменяется выживаемость по мере увеличения возраста у долгоживущих промысловых животных, по-видимому, достаточно трудно. Для этого потребуется материал большого объема. При сравнении удельной выживаемости в двух разных выборках будем пользоваться средней геометрической удельной выживаемостью. Кроме этого, такую оценку удельной выживаемости будем использовать для оценки интенсивности

промысла и не будем касаться вопросов зависимости или независимости параметра выживаемости от возраста.

Возрастной состав выборки, взятой у охотников в процессе промысла, будет испытывать влияние в основном двух процессов: избирательности отлова некоторых возрастных групп и фазы динамики численности. Так, избирательность отлова может привести к тому, что по распределению возрастов гибели животных нельзя адекватно оценить выживаемость животных в популяции. Избавиться от возможного влияния избирательности отлова помогает преобразование первоначального распределения по методу Диви. Избавиться от влияния направления изменения численности позволяет коррекция возрастных распределений, умноженная на e^{rx}, где r — скорость роста популяции.

Материал и методика

Оценку выживаемости (l_x — выживаемость в возрасте x; все обозначения приняты по [2]) можно получить несколькими путями. В том случае, когда в течение определенного промежутка времени (несколько лет) в генерации по данным отстрела наблюдается постоянная удельная выживаемость p_x, расчет выживаемости можно провести без каких-либо значительных предварительных преобразований. Достаточно скорректировать численность нулевого (0+) возрастного класса по формуле В. С. Смирнова ([8], коррекция на избирательность отлова) и умножить численность каждого возрастного класса на e^{rx}. Расчет усложняется, если заранее не предполагается характер взаимосвязи между удельной выживаемостью и возрастом и одновременно с выживаемостью анализируется плодовитость m_x. Как правило, их получают не на один и тот же момент времени. Так, в нашем случае плодовитость известна по темным пятнам беременности, а численность сеголетков мы можем оценить только по данным промысла. Сумма $S_x m_x$ (S_x — возрастное распределение в долях к первому возрастному классу) будет не равна единице в силу возможной или закономерной смертности молодняка в период от рождения до возраста примерно 6 мес.

Поскольку оценки естественной смертности молодняка, полученные каким-либо независимым способом, нам неизвестны, для правильного расчета необходимо вычислить численность нулевого возрастного класса. Шестой метод, по Г. Коли [2], в чистом виде не подходит, поскольку при его использовании для расчета численности нулевого возрастного класса требуются оценки численности остальных возрастных классов, а мы располагаем оценками смертности. Для преобразования их в оценки численности воспользуемся методом Диви (пятый метод, по [2, с. 148]) без предварительной корректировки на e^r. Полученные таким способом численности возрастных классов будут приходиться на начало промыслового сезона. Это важное об-

стоятельство в дальнейшем упростит получение оценки естественной смертности молодняка. Использование метода Диви удобно также тем, что численность каждого последующего класса будет обязательно ниже численности предыдущего, и это обстоятельство избавляет от дополнительного сглаживания возрастных распределений, которое необходимо делать, если численность последующего класса больше предыдущего.

Полученные численности умножаются на m_x, причем, несмотря на то, что лисицы становятся половозрелыми и, как правило, вступают в размножение в возрасте 0+, значение m_x для самок 0+, нужно умножать на численность самок 1+, поскольку участвовать в размножении будут только уцелевшие после промысла самки.

После оценки численности нулевого возрастного класса первоначальное возрастное распределение вновь преобразуют по методу Диви, принимая за численность первого возрастного класса численность новорожденных. Полученные численности корректируют на e^{rx} и потом рассчитывают демографическую таблицу, найденные значения l_x принимают за выживаемость.

Важным и неясным моментом при оценке выживаемости оказывается корректировка на скорость роста популяции (e^r) возрастного класса 0+. Как правило, численность для него не корректируется. В нашем случае не нуждается в корректировке и численность нулевого (0) возрастного класса. Нуждается в корректировке на $e^{r \cdot 1}$ численность возрастного класса 1+. Возрастной класс 0+ по времени располагается примерно посередине между 0 и 1+. В этом случае есть определенный смысл корректировать численность 0+ на $e^{r \cdot 0,5}$.

Предлагаемый способ оценки выживаемости не имеет принципиальных отличий от способов Г. Коли, но не соответствует ни пятому методу, ни шестому, поэтому мы и сочли нужным несколько более подробно его описать.

Оценка выживаемости и удельной выживаемости предложенным выше способом была проделана для красных лисиц из Кировской, Свердловской, Курганской и Тюменской областей. В Кировской области материал собирали с 1966 по 1975 гг. в течение девяти промысловых сезонов, в Свердловской, Курганской и Тюменской областях — с 1976 по 1981 гг. в течение пяти промысловых сезонов. В Кировской области, которая в дальнейшем будет именоваться Предуралье, было собрано 759 тушек, в среднем по 80 тушек за сезон, в Свердловской, Курганской, Тюменской областях (Зауралье) 850 тушек, в среднем по 170 тушек за сезон. Численность популяции определена наиболее надежным, по мнению К. Уатта [10], методом суммирующих таблиц [7, 12]. В Зауралье применяли также относительные оценки численности ввиду того, что в Предуралье начало периода сбора материала (до 1970 г.) совпало с нор-

мальным уровнем заготовок, который наблюдался и в предшествующий десятилетний период, и это позволило применить суммирующие таблицы. Сбор тушек в Зауралье происходил в период наблюдаемого одним из авторов значительного подъема численности лисицы, что отразилось на заготовках шкур в виде их стабилизации, но не подъеме, поэтому при оценке скорости роста популяции в Зауралье предпочтение отдали относительным оценкам численности, полученным при опросе охотников, поставляющих тушки.

Возраст лисиц определяли по методикам В. С. Смирнова [6], Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [1]. Сеголетков выделяли по относительной ширине канала клыка, возраст остальных зверей определяли путем подсчета годичных колец в цементе клыка (канал клыка продолжает зарастать по мере увеличения возраста животного). Относительная ширина канала достоверно уменьшается до возраста 4+, в дальнейшем различия недостоверны из-за малого числа животных в старых возрастных классах. Для проверки правильности подсчета годичных слоев каждого возраста строили распределения зубов по относительной ширине канала. Возраст зубов, расположенных в зоне трансгрессий распределений, оценивали вторично.

Плодовитость лисиц устанавливали путем подсчета эмбрионов и темных пятен беременности.

Скорость роста популяции (r) оценивали по формуле [2]:

$$r = \frac{\varepsilon Nt - (\varepsilon N)(\varepsilon t)/n}{\varepsilon t^2 - (\varepsilon t)^2/n},$$

где N — натуральный логарифм численности или относительной численности; t — порядковый номер года; n — число лет.

Материал из Кировской области разделили на два периода (I — с 1966 по 1970 гг.; II — с 1971 по 1975 гг.), различающиеся по скорости роста численности. Для того чтобы избавиться от влияния объема пробы за год на среднюю удельную выживаемость за несколько лет, возрастное распределение ежегодной пробы выражали в промиллях, а затем подсчитывали среднее возрастное распределение за несколько лет. Рассматривали возрастные распределения самок. При оценке m_x принимали, что соотношение полов у новорожденных равно 1 : 1.

Скорость роста в Предуралье оценивали у самок, в Зауралье — у всей популяции. Оценку скорости роста в Предуралье проделывали по абсолютным оценкам численности, полученным из суммирующих таблиц, в Зауралье — по относительным оценкам численности.

Результаты исследований и их обсуждение

В Зауралье $r = 0{,}33$, в Предуралье I $r = -0{,}12$, а в Предуралье II $r = -0{,}43$. Таким образом, в первом случае мы наблюдаем интенсивно растущую популяцию, а во втором — сокращающуюся с разной скоростью.

Удельная выживаемость лисиц из Зауралья и Предуралья

Класс возраста	I*	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
	Зауралье				Предуралье I				Предуралье II			
0	—	1247	—	0,35	—	721	—	0,35	—	752	—	0,27
0+	184	278	0,33	0,50	113	273,2	0,37	0,33	91	257	0,38	0,27
1+	53	64,5	0,54	0,73	33	75,2	0,53	0,46	28	82,5	0,48	0,29
2+	18	28,3	0,62	0,77	15	35,8	0,58	0,50	11	32,8	0,58	0,37
3+	17	30,3	0,35	0,57	7	16,6	0,66	0,59	5	16,0	0,64	0,48
4+	4	6,5	0,59	0,77	2	6,6	0,80	0,75	5	12,5	0,56	0,41
5+	2	2,5	0,74	0,84	4	13,6	0,48	0,41	3	8,0	0,49	0,38
6+	1	2,3	0,68	0,77	1	2,2	0,83	0,79	2	4,8	0,39	0,33
7+	2	3,5	0,26	0,33	4	10,4	—	—	1	3,0	—	—
8+	1	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Средняя удельная выживаемость в интервале 1+ —6+	—	—	0,57	0,74	—	—	0,63	0,57	—	—	0,52	0,37

* I — возрастное распределение, шт.; II — то же, ‰; III — удельная выживаемость без коррекции; IV — то же с коррекцией.

В таблице приведены возрастные распределения (в ‰), распределения животных по возрастам гибели (в шт.), удельные выживаемости, вычисленные непосредственно по распределениям методом Диви без дальнейших преобразований и приведенным выше методом. Во всех случаях удельные выживаемости довольно значительно изменяются в разных возрастных классах. Причем выживаемость может как повышаться по мере увеличения возраста, так и понижаться. Это вызвано тем, что во всех трех случаях мы имеем дело с нестабильными возрастными распределениями, т. е., во-первых, скорость роста популяции могла значительно колебаться вокруг средней в пределах одного взятого нами интервала времени, во-вторых, взятые нами интервалы равны 4—5 годам, а не 7—8 и более (возраст, до которого могут доживать лисицы одной генерации).

Влияние скорости роста только текущего периода (на примере Предуралья II) испытали генерации рождения 1971 г. и последующих лет. Все более ранние генерации в большей или меньшей степени испытали влияние предыдущего периода, когда скорость роста популяции была выше, и поэтому к началу этого периода животные сохранились в относительно большем числе, чем могло быть при той же скорости роста. Влияние данного периода в чистом виде испытали только животные возраста 0+, относящиеся к четырем разным генерациям (длительность периода 4 года). Из четырех пойманных в разные годы групп животных возраста 1+ три испытали влияние дан-

ного периода, а одна — предыдущего. Из четырех групп животных возраста 2+ уже две испытали влияние предыдущего периода, причем одна из них — смешанное влияние предыдущего и настоящего периодов, и т. д. (до возраста 5+). Практически все животные из групп этого и более старших возрастов испытали влияние предыдущего периода в чистом или смешанном виде. Именно этим можно объяснить постепенное повышение удельной выживаемости в Предуралье II до возраста 3+, затем постепенное ее понижение. Можно предположить, что если бы скорость роста в предыдущий период была ниже, чем в настоящий, то перепад оказался бы менее выраженным, и наоборот.

Значение удельной выживаемости в первой строке (см. таблицу) приближенно показывает оценку удельной выживаемости молодняка от периода рождения до начала промысла (сюда также включается эмбриональная смертность). На эту оценку больше, чем на другие, может влиять иммиграция или эмиграция, поскольку известно, что молодые лисицы, вышедшие из-под родительской опеки, более, чем взрослые, склонны к расселению [11].

Значение удельной выживаемости во второй строке характеризует успешность выживания молодняка в первый для них сезон промысла. Она закономерно ниже у взрослых животных, поскольку известно, что молодняк лисиц изымается с большей интенсивностью, чем взрослые животные [3]. Это явление известно под названием «избирательность отлова». Различия в удельной выживаемости молодых и взрослых максимальны для Зауралья и минимальны для Предуралья II.

В литературе отсутствуют сведения о преимущественном вылове каких-то возрастных групп взрослых животных, а также мы пока не можем предполагать характер возможной естественной смертности взрослых животных. Поскольку удельные выживаемости в этом интервале могут значительно изменяться по указанным выше причинам, а сглаживание возрастных распределений приводит к частичной утере информации, мы сочли возможным для дальнейшего анализа пользоваться средней геометрической удельной выживаемостью (последняя строка таблицы). Как видно, удельная выживаемость взрослых животных в Зауралье в 1,9 раза выше, чем в Предуралье I (ln 0,57 : ln 0,74) и в 3,3 раза выше, чем в Предуралье II (ln 0,37 : ln 0,74).

Остановимся на оценках выживаемости, полученных без предварительных преобразований возрастных распределений. Различия между крайними показателями менее значительны и достигают кратности 1,4. При подъеме численности значение удельной выживаемости несколько снижается, а при понижении — повышается. Это создает ложное впечатление о неизменяемости выживаемости, а значит, и возрастных распреде-

лений при разных скоростях роста численности, а также о неизменяемости интенсивности промысла (удельной смертности).

Процесс относительного увеличения численности старых животных по мере падения численности происходит в любой популяции любого вида и не имеет никакого отношения к естественной регуляции численности животных. Однако при эксплуатации популяций и определении оптимальной интенсивности изъятия необходимо помнить об этом явлении, поскольку оно будет искажать наши представления о способностях популяции к воспроизводству в ситуации перепромысла. Например, зная величину относительного прироста численности, мы устанавливаем объем промысловой нагрузки, несколько больший, чем величина прироста, и ожидаем на будущий год естественного понижения прироста. Однако в силу указанного эффекта она может оказаться равной или даже большей прошлогодней величины при прочих неизменных параметрах. Относительный прирост численности будет увеличиваться пропорционально периоду, в течение которого происходит падение численности.

Общую интенсивность промысла можно оценить как среднюю геометрическую удельных смертностей для всех возрастов, участвующих в промысле. Для Зауралья интенсивность промысла оказалась равной 0,36, для Предуралья I — 0,54 и для Предуралья II — 0,68. Создается впечатление, что скорость роста популяции определяется в значительной мере интенсивностью промысла. Рассмотрим этот вопрос более подробно. Так, численность популяции в Предуралье II снижалась со скоростью в 1,32 раза большей, чем в Предуралье I, а интенсивность промысла возросла в 1,66 раза. Отметим, что при этом валовая продуктивность популяции в обоих случаях остается примерно одинаковой. Численность популяции в Зауралье возрастала со скоростью в 2,14 раза большей, чем в Предуралье II, а интенсивность промысла упала в 2,65 раза. Можно сделать предположение, что если бы интенсивность промысла на всех фазах численности изымала долю животных, пропорциональную численности, то скорости роста интенсивности промысла и численности совпадали бы. В принципе мы и наблюдаем приблизительное совпадение скоростей. Однако в случае падения численности скорость увеличения интенсивности несколько опережает скорость падения численности, а в случае подъема численности интенсивность изъятия несколько запаздывает за подъемом численности. Можно сделать двоякий вывод: 1) промысел — более консервативный элемент системы и интенсивность изъятия запаздывает за изменениями численности; 2) в результате снижения интенсивности изъятия происходит подъем численности, а в результате увеличения — падение.

Необходимо установить, какое из явлений первично, а какое вторично, т. е., что есть причина, а что следствие. Вопрос этот нельзя решить без анализа плодовитости, которого мы не каса-

емся подробно в данном сообщении. Поэтому остановимся только на одном, но достаточно ярком примере.

Начало периода сбора материала в Зауралье совпало с депрессией численности, и возрастное распределение первого сезона мы не включили в анализ, поскольку оно сформировалось в результате предыдущего периода падения численности. К сожалению, мы не можем оценить скорость роста популяции в этот период и поэтому нельзя ничего сказать об удельной выживаемости. Отметим, что скорость падения, по-видимому, была незначительной, поскольку удельная выживаемость для взрослых животных оказалась равной 0,5. Сформированное в результате падения численности возрастное распределение покажет выживаемость, коррекция которой всегда даст значение ниже 0,5.

Начало подъема численности совпало с резким, приблизительно двукратным повышением плодовитости, а затем наступило снижение интенсивности промысла. Можно считать, что рост численности не повлек за собой увеличение интенсивности изъятия, иными словами, интенсивность изъятия не успевает увеличиваться в тех же темпах, что и численность.

Несмотря на то, что в общих чертах величина интенсивности изъятия должна следовать за ходом изменений численности, для других видов может и не обнаружиться запаздывающий эффект, интенсивность изъятия может «успевать» за изменениями численности или может быть настолько велика, что никаких других, кроме падения, изменений численности мы не обнаружим, или она может быть настолько мала, что будет постоянной при любых изменениях численности. Общий уровень интенсивности промысла будет задаваться социальными причинами, и в первую очередь ценой шкурки. В тех случаях, когда в течение длительного периода времени сложилась благополучная система эксплуатации вида, не приводящая к его вымиранию, а соотношение между покупательной способностью шкурки и ее ценой остается стабильным, мы вправе ожидать либо запаздывающего, либо синхронного изменения величины изъятия с движением численности. Мы также не исключаем, что разница в скоростях изменений численности и коэффициента общей смертности (интенсивности изъятия) может определяться изменениями коэффициента естественной смертности, который может уменьшаться при подъеме численности и повышаться при ее падении.

ЛИТЕРАТУРА

1. Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967.
2. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
3. Корытин Н. С., Смирнов В. С. О воздействии разных способов промысла на популяцию лисиц в Курганской области.— В кн.: Охрана

и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск, 1978, с. 32—34.

4. Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 617 с.

5. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

6. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяций песца на Ямале.— Труды Салехардского стационара Урал. фил. АН СССР. Тюмень, 1959, вып. 1, с. 220—238.

7. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих: Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1964, вып. 39. 88 с.

8. Смирнов В. С. Анализ возрастной структуры промысловых животных.— Статья в наст. сборнике.

9. Смирнов В. С., Корытин Н. С. Избирательность отлова животных и возможности ее применения в экологических исследованиях. Свердловск, 1979, с. 78.

10. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. М.: Мир, 1971. 463 с.

11. Birger J. Movements of the red fox (Vulpes vulpes L.) in Denmark investigated by marking and recovery.— Dan. Rev. Game Biol., 1973, vol. 8, N 3, p. 20.

12. Fry F. E. J. Statistics of Lake Trout Fishery.— Biometrics, 1949, N 5, p. 27—67.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. Г. МОНАХОВ

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПРОМЫСЛА СОБОЛЯ В СЕВЕРНОМ ЗАУРАЛЬЕ

Соболь — один из наиболее исследованных видов промысловой фауны СССР. Вопросам соболиного промысла посвящена обширная литература, однако его воздействием на популяции зверька исследователи начали интересоваться сравнительно недавно. Так, многие авторы в 40—60-е годы указывали на явное влияние промысла на популяцию соболя [2, 4, 6, 22, 23]. Об этом же свидетельствовал и большой разнобой в результатах многочисленных более поздних исследованиях.

Если предположить, что промысел в целом (хотя слагается из разных видов и способов охоты) неизбирателен, то состав промысловых проб был бы более однороден. Тем не менее это, видимо, не так. Именно выборочностью к животным разных внутрипопуляционных групп, отличающимся определенными особенностями, принято объяснять воздействие промысла на популяции животных [10, 15, 21, 26 и др.].

Материал и методика исследования

Сбор материала с целью выявления особенностей разных способов промысла и связанной с ними преимущественной добычей соболей разного пола и возраста проводился в Свердловской (Ивдельский, Гаринский, Таборинский районы) и Тюменской (Сургутский и Нижневартовский районы) областях в 1978—1981 гг. Общая численность пробы 502 зверька, из них с известным сроком и способом добычи 410. Возраст определяли с применением методики Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [7].

При анализе данных использовался показатель среднего возраста — возрастной индекс (ВИ), рассчитываемый по типу средней взвешенной [13], в данном случае по группам 0+, 1+ и 2+—14+ лет, которым присваивали соответственно баллы 1, 2 и 6. Для старшей возрастной группы балл 6 был присвоен в связи с тем, что средний возраст особей 2+—14+ лет из всей пробы (502 шт.) оказался 5,6 балла.

Цифровые данные подвергались общепринятым методам биометрической обработки [9].

Избирательность промысла соболя по полу и возрасту

Одними из первых избирательность как причину несоответствия состава проб структуре популяций у соболя называли Г. Д. Дулькейт [6], В. А. Тавровский [22], А. А. Вершинин [3], В. Н. Надеев [16], Н. Б. Полузадов [17] и др. Единого мнения относительно степени проявления и направленности избирательности в популяциях соболя среди исследователей экологии этого вида не выработано до сих пор [5, 11].

Для промысла соболя в Северном Зауралье характерно преимущественное изъятие из популяции молодняка [17, 19]. Человек, осуществляя вмешательство в популяции зверька, добывает, независимо от своих желаний и выбираемого метода, в первую очередь молодняк в возрасте 7—10 мес. Наиболее трудно вылавливаемыми являются особи, составляющие воспроизводственное ядро популяции [12], и престарелые (senex). Последние, возможно, из-за малого количества и более высокой естественной смертности.

Один из наиболее доступных методов выявления избирательности — сравнение результатов вылова за ряд последовательных отрезков времени [20, 27]. Однако существенной помехой служит то, что в течение сезона охоты применяется не один, а несколько способов добычи зверька и не только с заменой одного другим, но и одновременно. Поэтому наиболее корректным методически было бы анализировать направленность промысла внутри одного способа.

Преимущественная добыча молодняка выявляется достаточно четко и без разделения по способам добычи как среди самок, так и среди самцов (табл. 1). В пробах первой половины сезона достоверно больше молодняка, чем второй. Причины этого достаточно хорошо описаны [3, 16, 21 и др.].

Наши данные не подтверждают заключения о том, что промысел избирателен на самцов соболя [5]. Больший процент самцов в добыче — недостаточное свидетельство их преимущественного вылова. Так, средний процент самцов среди новорожденных (вторичное соотношение полов) составил [14] 52,7±0,8. По данным промысловых проб за 1951—1969 и 1978—1981 гг. по Северному Зауралью (2460 зверьков), доля самцов составила 52,52±1,01 %. Это позволяет заключить, что в популяциях соболя данного региона постоянно некоторое преобладание самцов (табл. 2).

Анализ результатов ружейного промысла (см. табл. 2) показал, что в первую половину сезона самцов в добыче больше,

Таблица 1

Пол и возраст соболей, добываемых в разные периоды охотничьего сезона

Квартал	Возрастной индекс		
	Самцы	Самки	Всего
IV	2,29±0,16 (180) *	2,23±0,17 (153)	2,26±0,12 (333)
I	3,31±0,25 (94)	2,97±0,28 (75)	3,16±0,19 (169)
t_{IV-I}	—3,44	—2,26	—4,01

* В скобках — количество зверьков, *n*.

Таблица 2

Доля самцов соболей, добытых разными способами, по периодам сезона

Способ промысла	*n*	IV квартал	*n*	I квартал	t_{IV-I}
Ружейный	233	60,09±3,21	56	48,21±6,67	+1,60
Самоловный	64	56,25±6,20	63	71,43±5,69	—1,80
$t_{р-с}$		0,55		—2,65	
Всего	297* / 333	59,26±2,85 / 54,05±2,52	119 / 169	60,50±3,62 / 55,62±3,41	—0,27 / —0,37

* В знаменателе — с учетом особей, способ добычи которых неизвестен.

Таблица 3

Пол и возраст (В И) соболей, добываемых разными способами, по периодам сезона

№ п. п.	Пол	IV квартал		I квартал		t_d
		n	$M \pm m$	*n*	$M \pm m$	
	Ружейный способ					
1	Самцы	140	2,36±0,18	27	3,67±0,47	—2,60
2	Самки	93	2,72±0,24	29	3,97±0,44	—2,49
3	Всего	233	2,51±0,15	56	3,82±0,33	—3,61
	Самоловы с приманкой					
4	Самцы	36	2,69±0,39	45	3,62±0,36	—1,75
5	Самки	28	1,96±0,36	18	2,44±0,52	—0,76
6	Всего	64	2,38±0,27	63	3,29±0,31	—2,21
	t_{1-4}		—0,77		0,08	
	t_{2-5}		1,76		2,25	
	t_{3-6}		0,42		1,17	

Таблица 4

Пол и возраст (ВИ) соболей, добываемых разными способами

Пол	Самоловы с приманкой		Ружейный способ		t_d
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	
Самцы	81	3,21±0,27	167	2,57±0,17	2,01
Самки	46	2,15±0,30	122	3,02±0,22	—2,34
t_d♂♀		2,63		—1,62	
Всего	127	2,83±0,21	289	2,76±0,14	0,28
Доля самцов, %		63,78±4,26		57,79±2,48	1,22
t_d♂—♀		4,57		4,44	

чем самок (t=4,44), а во вторую — соотношение их недостоверно (t=0,37) меняется в пользу самок.

Обратное наблюдается при промысле самоловами с приманкой. В добыче конца зимы явно (t=5,32) преобладают самцы, что нельзя в полной мере отнести к выборочности способа, имея в виду, что самцы в этот период более активны. В целом же в процессе промысла происходит незначительное повышение доли самцов в пробах.

Избирательность при разных способах добычи соболя

В Северном Зауралье промысел соболя ведется главным образом двумя способами: ружейным с помощью собаки (либо без нее) и самоловами с приманками. На долю каждого из них приходится соответственно 51,9 и 48,1 % добычи [18, 19], по нашим данным 52,6 и 47,4 %. Незначительное число охотников добывают зверька, выставляя капканы на следы. Троплением без собаки с применением обмета и ружья занимаются в основном приобские ханты. Анализируемая нами проба на 100 % состояла из зверьков, добытых с помощью ружья и самоловами (с приманками), поэтому в дальнейшем мы будем обсуждать преимущественность добычи только этими способами.

Качественный состав групп зверьков, добытых указанными способами, различен для каждого из них (см. табл. 2—5). Самоловами с приманкой в целом отлавливается несколько больше самцов (t=1,22), чем ружейным способом. В возрастном отношении различий в добыче двумя способами практически нет (t=0,25). Однако среди самок, попадающих в самоловы, молодняка больше (t=2,63), чем среди самцов. Наоборот, самцы, попадающие под выстрел, в среднем моложе самок (t=1,62). Самоловным способом добываются более молодые самки (как по периодам, так и в целом) и более взрослые самцы (разности достоверны, см. табл. 3 и 4).

При разделении сезона по периодам для каждого из способов подтверждается закономерность промысла в целом: в первую очередь, независимо от метода, добывается молодняк (см. табл. 3).

Таким образом, мы считаем несомненным наличие избирательности обсуждаемых способов промысла на молодых зверьков, преимущественно сеголетков. В целом промыслом изымаются в одинаковой мере как самки, так и самцы. Тем не менее самоловами добывается больше самцов ($t=4{,}57$), средний возраст которых ($3{,}21 \pm 0{,}27$) выше, чем у самок. В добыче ружейным способом преобладают самцы ($t=4{,}44$), средний возраст которых ($t=1{,}62$) ниже, чем у самок.

Влияние избирательности промысла на структуру промысловых проб

Для пушных зверей промысел — элиминирующий фактор, в наибольшей мере влияющий не только на численность, но и на структуру популяций. При этом влияние промысла на численность объекта определяется как прямо, так и косвенно — через изменение структуры используемых популяций, в частности соболя. Косвенное влияние промысла принято связывать с его выборочностью к популяционным группам, проявляющим физиологическую неоднородность [10, 26]. Наиболее существенные параметры, характеризующие животных, зависят от возраста [8, с. 22] и пола. Возрастная структура популяций — наиболее изменчивая их характеристика. Доказано, что разным возрастным группам свойственны разная продолжительность жизни, смертность, скорость полового созревания [24, 25].

Суммарная возрастная структура проб соболей Северного Зауралья, исследованных нами, приведена в табл. 5. Для оценки возрастного распределения (возрастной структуры) использован показатель выживаемости (В), вычисляемый путем отнесения численности данной возрастной группы к численности предыдущей (на 1 год младше). Как уже отмечалось [12], репродуктивному ядру популяции, особей в возрасте от 2+ до 7+ лет, свойственна наивысшая выживаемость. Для изучаемой пробы определили среднюю выживаемость особей репродуктивного ядра путем извлечения корня шестой степени из частного от деления групп 8+ и 2+, которая в итоге оказалась равной 0,82. Мы также провели выравнивание ряда частот от 2+ до 7+ лет (см. n' в табл. 6) в связи с тем, что численности групп 4+, 6+ и 7+ превышают предыдущие значения.

Из данных табл. 5 видим, что самая низкая выживаемость у сеголетков. Считая выживаемость среди средневозрастных (2+—7+) наивысшей (0,82), отклонения, полученные фактически при анализе проб, недостоверными, случайными, а такую выживаемость свойственной и всем остальным возрастным

Таблица 5

Возрастная структура популяций соболя Северного Зауралья и изменчивость выживаемости зверьков разного возраста

Возрастная группа	n	n'	B	n''
0+	323	323	0,115	47,8
1+	37	37	0,892	39,1
2+	33	33	0,800	32,1
3+	21	26,4	0,818	26,3
4+	23	21,6	0,819	21,6
5+	18	17,7	0,819	17,7
6+	21	14,5	0,814	14,5
7+	9	11,8	0,847	11,9
8+	10	10	0,700	9,8
9+	7	7	0,571	8,0
10+	4	4	0,750	6,6
11+	3	3	0,333	5,4
12+ — 14±	3	3	2	11,0

группам, мы получили бы численности внутри групп, существенно отличные (n'') от выравниваемого ряда (см. n' в табл. 5). Так, в фактическую добычу сеголетков попало в 6,7 раза больше, чем можно было бы ожидать при одинаковой для всех возрастов выживаемости. Численность группы 1+ несколько занижена, что мы относим к особенности пробы. При выживаемости 0,6 численность в пробе оказывалась бы равной 55 особям.

Обращает на себя внимание разница в численности групп 9+ лет и старше. Фактическое суммарное количество особей этих групп ниже ожидаемого на 14 зверьков. Средняя выживаемость для групп 8+—11+ лет (0,693) равна кубическому корню из 0,333.

Из всего сказанного следует, что попадание сеголетков в добычу в столь высоком количестве не отражает истинной структуры популяции соболя, а зависит от характера воздействия на нее промысла. Иными словами, налицо высокая избирательность последнего на молодняк.

Таким образом, мы можем оценить выживаемость по сравнению с воспроизводственным ядром следующим образом: для группы 0+ ($0{,}115 \approx 0{,}82^{11}$) — в 11 раз ниже; для группы 1+ ($0{,}6 \approx 0{,}82^{2,5}$) — в 2,5 раза ниже; для группы 8+—11+ ($0{,}693 \approx 0{,}82^{2,1}$) — в 2,1 раза ниже. Выживаемость старших возрастных групп (12+ лет и старше) из-за их малочисленности не оценивали.

Избирательность промысла изменяет структуру промысловых проб. Как видно из сказанного, изменениям подвергаются не все группы, а лишь отдельные из них. В наибольшей мере это отражается на группе сеголетков: в результате сильной

выборочности промысла их доля в пробе завышается независимо от изменений их доли в популяции и от периода отстрела или отлова. Этим хочется подчеркнуть, что избирательность промысла (или его способа) — величина неизмененная, как справедливо отмечено В. С. Смирновым и Н. С. Корытиным [21].

В меньшей мере избирательность искажает численность групп 1+, 8+—10+.

Если низкая выживаемость двух младших возрастных групп обусловлена в большей мере влиянием промысла, то для групп старше восьми лет наибольшее значение приобретает фактор естественной смертности. По нашему убеждению, доли групп, составляющих воспроизводственное ядро, одинаковы (или близки) и в пробах (где количество исследованных зверьков измеряется сотнями), и в популяции, что дает возможность оценки фактической структуры последней.

Как показали исследования, при двух основных способах промысла, распространенных в Северном Зауралье, в первую очередь из популяции изымается молодняк. Поэтому любой из них, если его интенсивность не выше 53—48 % и он не избирателен к одному из полов (особенно к самкам), не будет оказывать разрушающего воздействия на популяцию и даже выгоден, так как в 1,4 раза повышает продукцию по сравнению с неизбирательным.

Возможно, что некоторый недостаток самцов в популяции не отразится на ее воспроизводстве, поскольку в практике соболеводства и 25 % самцов обеспечивает процесс размножения. Имея в виду полигамию соболя, нельзя отрицать и специфичность природных популяций.

Способы промысла (такой, например, как капканный на следах), проявляющие высокую избирательность к одному из полов и к взрослым животным, следует ограничивать в применении либо вообще отменять.

В связи с попаданием в самоловы во вторую половину зимы большого количества взрослых животных рекомендуется смещение сроков начала и окончания промысла на более раннее время — с 15 октября по 15 февраля.

Выводы

1. Использование точных методов определения возраста при анализе структуры популяций соболя позволяет с наибольшей достоверностью оценить: а) выживаемость и смертность особей разного возраста; б) размеры выживаемости в популяции в разные годы; в) наличие и размеры избирательности добычи отдельных групп в процессе промысла.

2. Установлена избирательность промысла на молодняк соболей для двух его способов. По своему воздействию они неоднозначны: самоловным способом по сравнению с ружей-

ным добываются более молодые самки и более взрослые самцы, а также несколько больше самцов.

3. Выживаемость в младших группах возраста наиболее низкая, наивысшая она — среди особей, составляющих репродуктивное ядро. У соболя смертность в младших группах возраста в основном зависит от влияния промысла, а в группах старше 8 лет — от естественной убыли.

4. Состав промысловых проб отражает структуру популяций соболя и ее изменения, но только для репродуктивного ядра. Это делает возможным расчет фактической структуры населения зверька.

5. Для ограничения воздействия на воспроизводственное поголовье рекомендуется изменение сроков промысла в Северном Зауралье: начало — 15 октября, окончание — 15 февраля.

ЛИТЕРАТУРА

1. Байбиков Е. В., Монахов Г. И. Изучение на математической модели влияния избирательности промысла на популяцию соболя. Киров, 1978, 102—79 Деп. 55 с.

2. Белышев Б. Ф. Материалы по размножению баргузинского соболя.— Зоол. ж., 1950, т. 29, вып. 6, с. 559—562.

3. Вершинин А. А. Динамика воспроизводства и регулирование запасов камчатских соболей.— Труды ВНИИЖП. М.: Изд-во Центросоюза, 1963, вып. 20, с. 8—33.

4. Вершинин А. А., Долгоруков Е. М. Материалы по биологии соболя и соболиному промыслу Камчатской области.— Труды ВНИО, 1948, вып. 8, с. 57—83.

5. Граков Н. Н. Влияние промысла на популяции и проблема рационального использования охотничьих животных.— В сб.: Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания. Киров, 1980, т. 2, с. 3—7.

6. Дулькейт Г. Д. Вопросы экологии и количественного учета соболя. М., 1957. 98 с.

7. Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 142 с.

8. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 364 с.

9. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 344 с.

10. Ларин Б. А. Влияние промысла на состояние популяций охотничьих животных.— Труды ВНИИОЗ. М.: Экономика, 1972, т. 24, с. 73—84.

11. Монахов В. Г. К проблеме избирательности промысла соболя.— В сб.: Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания. Киров, 1980, т. 2, с. 37—38.

12. Монахов В. Г. Возрастная структура и оценка состояния популяций соболя.— В сб.: Охрана и рациональное использование ресурсов соболя в РСФСР. Красноярск, 1981, с. 29—30.

13. Монахов В. Г. К анализу возрастной структуры млекопитающих.— В сб.: Териология на Урале. Свердловск, 1981, с. 113—114.

14. Монахов Г. И. Изменчивость и стабильность соотношения полов в популяциях соболя.— Бюлл. МОИП, 1975, т. 80, вып. 4, 61—67.

15. Монахов Г. И. Избирательность промысла соболя.— Охота и охотничье хозяйство, 1979, № 7, с. 22—23.

16. Надеев В. Н. Воздействие промысла на возрастной состав соболей в стаде.— В кн.: Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962, т. 6, с. 107—108.

17. Полузадов Н. Б. Воспроизводство и рациональное использование соболя на Урале.— В сб.: Вопросы охоты и охотничьего хозяйства. М.: Экономика, 1965, с. 93—102.

18. Полузадов Н. Б. Соболь и его промысел на Урале и в северной части Приобья.— В сб.: Материалы к Всесоюзному научно-производственному совещанию по соболю. Киров, 1971, с. 73—81.

19. Полузадов Н. Б. Воздействие способов промысла на популяции соболя северной части Приобья.— В сб.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 447—448.

20. Смирнов В. С. Оценка величины избирательности отлова.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 25—26.

21. Смирнов В. С., Корытин Н. С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Свердловск, 1979. 80 с.

22. Тавровский В. А. Соболь Северо-Западной Якутии и пути восстановления его промысла.— Труды Ин-та биологии Якутского фил. АН СССР, 1958, вып. 4, с. 50—142.

23. Тимофеев В. В., Надеев В. Н. Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 402 с.

24. Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.— Труды Урал. отделения МОИП, 1959, вып. 2, с. 3—22.

25. Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих.— В кн.: Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962, т. 6, с. 165—167.

26. Шварц С. С. Михеева К. В. Теоретические основы рационального использования охотничье-промысловых животных, т. 8, Зоология позвоночных (итоги науки и техники). М., 1976, с. 8—67.

27. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

О. А. ЛУКЬЯНОВ, О. Ф. САДЫКОВ

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ОТЛОВА ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ОЦЕНКУ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

В исследованиях динамики плотности и структуры популяций грызунов в качестве исходного материала широко используются результаты отловов животных ловушками. Совершенствование способов получения и обработки этих данных — актуальная задача количественной экологии.

Метод исследования структуры и плотности природных популяций может быть только выборочным с последующей экстраполяцией и всеми вытекающими из данного условия статистическими приемами. Одно из основных требований при этом — репрезентативность выборки по отношению к генеральной совокупности.

Имеется достаточно оснований предполагать, что требование рендомизации часто нарушается при отловах животных распространенными механическими ловушками [6]. Причины избирательного вылова различных групп животных наиболее полно проанализированы в работе В. С. Смирнова и Н. С. Корытина [6]. Для некоторых видов грызунов и их внутривидовых групп этот эффект был также обнаружен [12].

Метод неселективного изъятия Лесли [10] — один из основных выборочных методов количественной оценки плотности населения мелких млекопитающих. Базируясь на полученных оценках плотности, можно оценить соотношение разных видов на обследуемой территории, половозрастную структуру населения фоновых видов, динамику этих и других показателей. Метод Лесли основан на трех основных предположениях (Moran, 1951; цит. по [2]): 1) вероятность попасться постоянна для всех животных; 2) плотность популяции не настолько велика, чтобы отлов одного животного оказал влияние на вероятность поимки любого другого; 3) за время проведения эксперимента не происходит рождений, гибели, иммиграции или эмиграции животных. Перечисленные допущения достаточно строги и в полевых экспериментах обычно не реализуются. Но эксперимент и обработку полученных данных можно провести таким образом, что

различия между заложенными в модель предположениями и реальной ситуацией будут минимизированы.

Первое предположение можно приблизить к действительности, если разбить полученную гетерогенную пробу (относительно вероятности поимки) на относительно гомогенные группировки.

Критериями данного послойного выбора могут служить такие биологические показатели, как видовая специфика, пол, возраст, иерархический ранг, физиологическое и прежде всего генеративное состояние. Важно учитывать отдельно резидентов и мигрантов, принимать в расчет характер суточной активности. Из многочисленных публикаций известно, что различия групп животных по перечисленным показателям обусловливают наличие у них целого комплекса специфических характеристик. Многие из них определяют ту или иную реакцию особей на любые новые объекты, в том числе и на ловушки. Следовательно, расчленяя полученную гетерогенную пробу на относительно гомогенные выборки в отношении вероятности поимки, мы приближаем к реальности первое предположение.

Второе условие может быть выполнено при такой постановке эксперимента, которая исключает конкуренцию животных за ловчее устройство. В случае использования одноместных ловушек их концентрация должна быть настолько велика, чтобы от проверки до проверки срабатывало не более 20 % их общего количества. В ином случае рост конкуренции за ловушку приведет к занижению доли отловленных особей и снижению вероятности поимки [2, 5].

Третье предположение будет соответствовать реальности в том случае, если отловы проведены в течение короткого промежутка времени. Число последовательных отловов должно быть минимальным, а число животных в каждом отлове — максимальным [13]. Цель настоящей работы — изучение эффекта избирательности вылова различных видов и внутривидовых функциональных групп полевок рода *Clethrionomys* с помощью метода Лесли и его воздействий на оценки плотности и демографической структуры популяций.

Материал и методы исследования

В работе использованы результаты отловов, проведенных в 1976—1979 гг. на Южном, Северном и Приполярном Урале. Часть материала предоставлена сотрудником Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР К. И. Бердюгиным. Ловушки Геро и самодельные проволочные капканчики выставляли в линии по 25—100 шт. с интервалом 5—10 м. Одновременно экспонировали до 1000 ловушек. Приманкой служили кусочки хлеба (1 см^3) или поролоновые шарики, смоченные растительным маслом. Ловушки проверяли ежедневно в утренние

часы. После каждого дождя полностью меняли хлебную приманку и заново смачивали маслом поролоновые шарики. Каждая линия ловушек действовала не менее 4 суток. Таким образом было отработано 27,5 тыс. ловушко-суток и отловлено 1843 полевки. Красная полевка (*Cl. rutilus*) составила 53 % общего отлова, рыжая (*Cl. glareolus*) — 25,6 % и красно-серая (*Cl. rufocanus*) — 21,4 %. Попутно отловлено незначительное число других видов мелких млекопитающих. В основном материал собран в горно-лесном и подгольцовом поясах гор перечисленных регионов. Всех добытых зверьков подвергали стандартному морфометрическому и морфофизиологическому обследованию [8]. По размерам тела, развитию тимуса и состоянию генеративной системы для каждого пола нами выделено три основные функциональные группы в популяциях каждого вида: перезимовавшие особи (ad), половозрелые сеголетки (sd) и неполовозрелые сеголетки (jv).

Результаты исследования

Общая улавливаемость лесных полевок

Под улавливаемостью понимается доля популяции, которая вылавливается единицей ловчего усилия [4]. В нашем случае единица ловчего усилия — все количество ловушек, работавших в течение 4 суток. Улов на единицу усилия в интервал времени равен улавливаемости, умноженной на среднюю величину популяции в течение этого временного интервала:

$$C_t = qN_t, \qquad (1)$$

где C_t — улов на единицу усилия, q — вероятность поимки этой единицы, N — средняя величина популяции в промежуток времени t.

Выражение верно и для нашего случая, если принять, что улавливаемость любой особи рассматриваемых трех видов постоянна, а N_t есть общая численность животных, обитающих в зоне действия линии.

Величина популяции в момент, когда выловлено K_t животных, равна

$$N_t = N_0 - K_t, \qquad (2)$$

где N_0 — первоначальная численность, K_t — суммарное количество животных, отловленных за время t.

В таком случае из формул (1) и (2) получается

$$C_t = qN_0 - qK_t = B - qK_t. \qquad (3)$$

Выражение (3) является уравнением прямой линии, показывающей зависимость улова на единицу усилия за интервал времени t от суммарного вылова. Наклон этой прямой дает оценку

Таблица 1

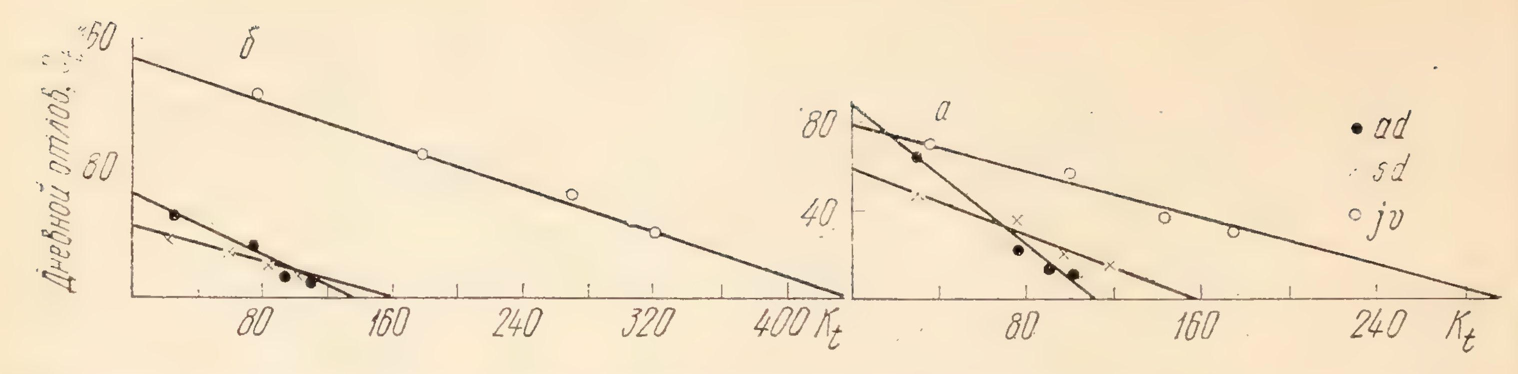
Характеристика отловов трех видов лесных полевок в четырехдневных экспериментах (приведены данные по каждому дню отлова, уравнения регрессии, показатели корреляции, их значимость и время 50 %-ного изъятия)

Полевка	День отлова					$C_t = B - qK_t$	$T_{50\%}$
	1-й	2-й	3-й	4-й	Σ		
Красная	392	276	179	129	976	$C_t = 467{,}2 - 0{,}373K_t$ ($r = -0{,}999$; $p = 0{,}001$)	1,48
Рыжая	193	136	93	50	472	$C_t = 235{,}1 - 0{,}397K_t$ ($r = -0{,}994$; $p = 0{,}001$)	1,37
Красно-серая	151	100	79	65	395	$C_t = 168{,}5 - 0{,}300K_t$ ($r = -0{,}985$; $p < 0{,}02$)	1,94
Σ	736	512	351	244	1843	$C_t = 871{,}1 - 0{,}364K_t$ ($\|r\| = > 0{,}999$; $p < 0{,}001$)	1,53

Таблица 2

Характеристика вылова шести функциональных групп красной полевки в четырехдневных экспериментах

Функциональная группа		День отлова					$C_t = B - qK_t$	$T_{50\%}$
		1-й	2-й	3-й	4-й	Σ		
♀♀	ad	62	23	13	8	106	$C_t = 84{,}3 - 0{,}776K_t$ ($r = -0{,}992$; $p < 0{,}01$)	0,46
	sd	51	39	19	16	125	$C_t = 63{,}1 - 0{,}407K_t$ ($r = -0{,}977$; $p < 0{,}05$)	1,33
	jv	67	59	36	30	192	$C_t = 79{,}1 - 0{,}276K_t$ ($r = -0{,}967$; $p < 0{,}05$)	2,15
♂♂	ad	48	31	17	13	109	$C_t = 59{,}2 - 0{,}461K_t$ ($r = -0{,}996$; $p < 0{,}01$)	1,12
	sd	38	30	21	16	105	$C_t = 44{,}0 - 0{,}287K_t$ ($r = -0{,}996$; $p = 0{,}01$)	2,05
	jv	125	94	72	45	336	$C = 146{,}1 - 0{,}309K$ ($r = -0{,}994$; $p < 0{,}01$)	1,88



Линии регрессии отлова трех функциональных групп самок (*а*) и самцов (*б*) красной полевки по 4 дням отловов.

улавливаемости q. Пересечение графика с осью OX дает первоначальную численность животных, обитавших в зоне вылова, а с осью OY есть произведение первоначальной численности на улавливаемость.

Наши данные по отловам лесных полевок в течение четырех суток 6875 ловушками приведены в табл. 1. По ним рассчитано искомое уравнение регрессии (подробная процедура расчета уравнения регрессии дана в работе У. Е. Рикера [4]). Связь между ежедневным уловом и суммарной добычей отрицательная и очень тесная ($|r| < 0{,}999$). Улавливаемость при этом равна 0,364, т. е. каждое из 2393 животных, обитавших в зоне действия линий, имело среднюю вероятность быть отловленным в течение суток 0,364 $\left(2393 = N_0 = \frac{B}{q}\right.$, см. табл. $\left.1\right)$.

Для большей наглядности в дальнейших рассуждениях мы вводим индекс 50 %-изъятия популяции ($T_{50\,\%}$),

$$T_{50\,\%} = \frac{\ln 0{,}5}{\ln (1 - q)}.$$

В рассматриваемом случае с лесными полевками этот индекс составляет 1,53 суток, т. е. столько времени было затрачено нами на вылов половины от первоначальной численности полевок.

Сравнение улавливаемости трех видов лесных полевок

Параметры уравнений регрессии ежесуточного вылова полевок приведены в табл. 1. Как и в предыдущем случае, можно отметить тесную связь между ежесуточными и суммарными уловами для каждого вида с высоким уровнем достоверности. Коэффициенты регрессии, выражающие средние вероятности поимки, статистически неразличимы у трех сравниваемых видов. Достоверность различия между сравниваемыми коэффициентами регрессии оценивали по t-критерию [1].

Улавливаемость функциональных групп красной полевки

В табл. 2 приведены уравнения регрессии вылова шести функциональных групп красной полевки. Их рассмотрение показывает, что связь между количеством животных, добытых за единицу промыслового усилия и совокупной добычи, как и в предыдущих примерах, весьма тесная и во всех шести случаях статистически достоверна на высоком уровне значимости. Самой высокой улавливаемостью характеризуются перезимовавшие самки ($q = 0{,}776$; $T_{50} = 0{,}46$). Такой темп вылова достоверно выше, чем у остальных групп (табл. 3, см. рисунок). Уровни вероятности поимок самок sd и самок jv достоверно не различаются, хотя у самок sd скорость вылова несколько выше.

Среди самцов самый высокий уровень уловистости характерен также для перезимовавших особей (различие статистически достоверно).

Самцы sd и jv образуют в отношении вероятности поимки относительно однородную группировку, а незначительные различия между ними по улавливаемости объяснимы случайными от-

Таблица 3

Значимость различий между показателями улавливаемости (t-критерий) и показателями избирательности отлова шести функциональных групп красной полевки

Эталонная группа		♀♀ sd	♀♀ jv	♂♂ ad	♂♂ sd	♂♂ jv
♀♀ ad	t	3,84	5,04	4,23	6,95	5,66
	p	<0,02	<0,01	<0,02	<0,01	<0,01
	И	2,89	4,67	2,43	4,46	4,09
♀♀ sd	t	—	1,54	0,73	1,69	1,43
	p		>0,1	>0,1	>0,1	>0,1
	И		1,62	0,84	0,65	0,71
♀♀ jv	t	—	—	2,32	0,14	0,60
	p			<0,1	>0,1	>0,1
	И			1,92	1,05	1,14
♂♂ ad	t	—	—	—	5,16	2,42
	p				<0,01	<0,1
	И				0,56	0,60
♂♂ sd	t	—	—	—	—	0,36
	p					>0,1
	И					1,09

Таблица 4

Изменения демографической структуры отловов красной полевки в ходе четырехдневных экспериментов и значимость ее отличий от ожидаемой по критерию χ^2

Функциональная группа		Суммарное колич. отловленных за i суток				Ожидаемое колич. животных N_0
		1	2	3	4	
♀♀	ad	62 (15,9)*	85 (12,7)	98 (11,6)	106 (10,9)	108,6 (8,3)
	sd	51 (13,0)	90 (13,5)	109 (12,9)	125 (12,8)	155,0 (11,9)
	jv	67 (17,1)	126 (18,9)	162 (19,2)	192 (19,7)	286,6 (22,0)
♂♂	ad	48 (12,3)	79 (11,8)	96 (11,4)	109 (11,2)	128,4 (9,8)
	sd	38 (9,7)	68 (10,2)	89 (10,5)	105 (10,8)	153,3 (11,7)
	jv	125 (32,0)	219 (32,8)	291 (34,4)	336 (34,5)	472,8 (36,2)
χ^2	$df=5$ p	36,9 $<0{,}001$	26,2 $<0{,}001$	18,4 $<0{,}01$	14,0 $<0{,}05$	Σ1304,7

* В скобках доля полевок, % от общей добычи в каждые сутки.

клонениями. Перезимовавшие самки, имеющие самую высокую скорость вылова, достоверно превосходят по этому показателю самцов ($q_{♀♀\mathrm{ad}}=0{,}776$ и $q_{♂♂\mathrm{ad}}=0{,}461$; $T_{50♀♀\mathrm{ad}}=0{,}46$ и $T_{50♂♂\mathrm{ad}}=$ $=1{,}12$).

Нами проанализированы изменения половозрастной структуры вылова красной полевки в течение четырех суток. В качестве ожидаемой демографической структуры населения вида в зоне действия линий ловушек мы приняли структуру, которая была рассчитана по первоначальным ожидаемым численностям всех групп.

Численность каждой группы была предварительно рассчитана по уравнениям регрессии. Из табл. 4 ясно видно, что доля быстро отлавливаемых функциональных групп вида ♀♀ad,

♀♀sd, ♂♂ad неуклонно снижается от первого к последнему дню отлова, тогда как доля медленно отлавливаемых групп несколько повышается. В результате половозрастная структура отлова непрерывно меняется. Анализируя соответствие эмпирической и ожидаемой структур по критерию χ^2, мы приходим к выводу, что эмпирическая структура не соответствует ожидаемой при отловах, длящихся 4 суток, она дает значительное завышение доли быстро отлавливаемых групп и занижение доли медленно отлавливаемых по сравнению с ожидаемой структурой.

Таким образом, имеем эффект избирательного отлова быстро-отлавливаемых группировок. Для удобства анализа этого явления В. С. Смирнов и Н. С. Корытин [6] предложили использовать показатель перелова $П_x$ для анализа проб, взятых за короткий интервал времени на протяжении сезона охоты, промысла или отлова. Этот показатель предназначен для выявления поведенческих особенностей животных, которые проявляются в форме избирательного отлова одной из групп. Оставляя математическую трактовку авторов для случаев избирательного отлова при постоянной величине избирательности без изменений, мы вывели для нашего случая рабочую формулу вычисления величины показателя избирательного отлова в единицу времени у двух сравниваемых групп. В нашем случае за эталонную может быть принята любая из групп. Суть показателя избирательности — это отношение величин временных интервалов, затрачиваемых на отлов сравниваемых групп до одинакового уровня изъятия животных от их первоначальной численности.

Обозначим через q_1 и q_2 вероятности отлова животных групп N и M единицей промыслового усилия. Примем, что $q_1 > q_2$, первоначальные численности групп обозначим N_0 и M_0. Вероятности избегания вылова будут соответственно $p_1 = 1 - q_1$ и $p_2 = 1 - q_2$. Неоднократное повторение ситуаций отлова приводит к тому, что группа N за временной интервал x снижается до уровня $N_0 \cdot p_1^x / N_0$. Так как группа M вылавливается медленнее ($p_2 > p_1$), то для равного с первой группой уровня изъятия понадобится большее время y. Записываем равенство для ситуации одинакового уровня изъятия:

$$\frac{N_0 \cdot p_1^x}{N_0} = \frac{M_0 \cdot p_2^y}{M_0}.$$

Отношение временных интервалов будет равно $y/x = И$, где И — показатель избирательного отлова первой группы по отношению ко второй. Сократив первоначальные численности, записываем $p_1^x = p_2^{Иx}$. В результате простых математических преобразований получаем $И = \ln P_1 / \ln P_2 = \ln(1 - q_1) / \ln(1 - q_2)$. Таким образом, показатель избирательного отлова в единицу времени

Таблица 5

Характеристика вылова шести функциональных групп рыжей полевки в четырехдневных экспериментах

Функциональная группа		День отлова					$C_t = B - qK_t$	$T_{50\%}$
		1-й	2-й	3-й	4-й	Σ		
♀♀	ad	22	10	4	2	38	$C_t = 30{,}6 - 0{,}775K_t$ $\|r\| > 0{,}999$; $p < 0{,}001$	0,46
	sd	31	20	16	5	72	$C_t = 38{,}4 - 0{,}440K_t$ $r = -0{,}969$; $p < 0{,}05$	1,20
	jv	44	34	15	9	102	$C_t = 57{,}0 - 0{,}474K_t$ $r = -0{,}970$; $p < 0{,}05$	1,08
♂♂	ad	17	14	8	12	51	— $r = -0{,}757$; $p > 0{,}05$	—
	sd	25	13	16	5	59	— $r = -0{,}889$; $p > 0{,}05$	—
	jv	52	43	34	17	146	$C = 62{,}1 - 0{,}294K$ $r = -0{,}956$; $p < 0{,}05$	1,99

равен отношению логарифмированных величин промысловой выживаемости сравниваемых групп в единицу времени.

Показатели избирательности и их достоверности для шести функциональных групп красной полевки приведены в табл. 4.

Расчеты показывают, что самки старшей возрастной группы ad за единицу времени отлавливаются в 2,9 раза быстрее, чем самки sd, быстрее самцов ad в 2,4 раза и быстрее неполовозрелых самцов и самок jv в 4,1—4,7 раза.

В нашем случае величиной избирательности может служить отношение временных интервалов 50 %-ного уровня изъятия сравниваемых групп $И = \frac{T_i \ 50\%}{T_j \ 50\%}$. Эту формулу легко перевести в основную.

Улавливаемость функциональных групп рыжей и красно-серой полевок

Полученный нами материал позволил рассчитать улавливаемость для четырех функциональных групп рыжей полевки из шести изученных. У двух групп (♂♂ad и ♂♂sd) из-за мало-

Таблица 6

Характеристика вылова шести функциональных групп красно-серой полевки в четырехдневных экспериментах

Функциональная группа		День отлова					$C_t = B - qK_t$	$T_{50\%}$
		1-й	2-й	3-й	4-й	Σ		
♀♀	ad	32	22	8	9	71	$C_t = 40{,}7 - 0{,}500K_t$ ($r = -0{,}968$; $p < 0{,}05$)	1,00
	sd	32	19	8	9	69	$C_t = 39{,}6 - 0{,}507K_t$ ($r = -0{,}968$; $p < 0{,}05$)	0,98
	jv	18	12	15	11	56	— ($r = -0{,}745$; $p > 0{,}05$)	—
♂♂	ad	19	14	6	13	52	— ($r = -0{,}684$; $p > 0{,}05$)	—
	sd	8	13	11	8	40	— ($r = -0{,}098$; $p > 0{,}05$)	—
	jv	41	20	29	14	104	— ($r = -0{,}807$; $p > 0{,}05$)	—

численности выборок получаемые коэффициенты корреляции были недостоверны ($p > 0{,}05$), и построение линий регрессии для этих групп бессмысленно, поэтому они исключены из анализа (табл. 5).

Хотя тенденция изменения улавливаемости разных групп у рыжей полевки напоминает таковую у красной полевки, тем не менее различия показателей улавливаемости рассматриваемых четырех групп рыжей полевки статистически недостоверны ($p > 0{,}05$), что может быть связано с недостатком материала.

По перечисленным выше причинам у красно-серой полевки построены линии регрессии только для двух групп (♀♀ad и ♀♀sd). Показатели улавливаемости этих двух групп оказались более высокими по сравнению с общевидовыми (см. табл. 1 и 6), но друг от друга достоверно не отличались.

Обобщенная улавливаемость функциональных групп лесных полевок

Учитывая биологическую близость трех рассмотренных видов и пренебрегая их видовой спецификой в отношении вероятности поимки, которая нами не установлена, мы объединили

Таблица 7

Характеристика вылова шести функциональных групп полевок рода *Clethrionomys* в четырехдневных экспериментах

Функциональная группа		День отлова					$C_t=B-qK_t$	$T_{50\%}$
		1-й	2-й	3-й	4-й	Σ		
♀♀	ad	116	55	25	19	215	$C=154{,}1-0{,}680K$ ($r=-0{,}996$; $p<0{,}01$)	0,61
	sd	114	78	43	31	266	$C=140{,}8-0{,}441K$ ($r=-0{,}995$; $p<0{,}01$)	1,19
	jv	129	105	66	50	350	$C=153{,}3-0{,}314K$ ($r=-0{,}986$; $p<0{,}02$)	1,84
♂♂	ad	84	59	31	38	212	$C=96{,}7-0{,}345K$ ($r=-0{,}975$; $p<0{,}05$)	1,63
	sd	71	56	48	29	204	$C=81{,}4-0{,}256K$ ($r=0{,}975$; $p<0{,}05$)	2,34
	jv	218	157	135	76	586	$C=251{,}9-0{,}302K$ ($r=-0{,}980$; $p=0{,}02$)	1,93

шесть функциональных групп трех видов в шесть более общих групп совокупности рода *Clethrionomys*. Была получена довольно значительная по объему совокупность (табл. 7). При этом установлена достоверная тенденция снижения вероятности поимки от самок старшей возрастной группы к самкам jv. В ряду самцов эта тенденция проявляется нечетко. Показатели избирательности вылова сравниваемых групп и уровни их достоверности приведены в табл. 8.

Обсуждение результатов

Анализ кривых вылова трех видов лесных полевок по методу Лесли свидетельствует о том, что за внешней гомогенностью полученной пробы в отношении вероятности поимки отдельной особи скрываются глубокие различия по этому критерию между разными функциональными группами. При суммировании гетерогенных рядов, состоящих из разных функциональных групп, характеризующихся разными показателями уловистости, происходит автоматическое погашение закономерных отличий по

Таблица 8

Значимость различий между показателями улавливаемости (t-критерий) и показателями избирательности отлова шести функциональных групп полевок рода *Clethrionomys*

Эталонная группа		♀♀ sd	♀♀ jv	♂♂ ad	♂♂ sd	♂♂ jv
♀♀ ad	t p И	4,68 <0,01 0,51	5,83 <0,01 0,33	3,50 <0,05 0,37	7,22 <0,02 0,26	3,73 <0,05 0,32
♀♀ sd	t p И	—	2,48 <0,1 0,65	0,36 >0,1 1,13	3,67 <0,05 0,51	1,73 >0,1 0,62
♀♀ jv	t p И	—	—	0,35 >0,1 1,13	0,94 >0,1 0,79	0,18 >0,1 0,95
♂♂ ad	t p И	—	—	—	0,94 >0,1 0,70	4,59 <0,02 0,84
♂♂ sd	t p И	—	—	—	—	0,46 >0,1 1,21

данному показателю. Именно поэтому при достаточном эмпирическом материале необходимо проводить его послойный анализ. Гетерогенную пробу следует подразделить на более однородные группировки, используя простейшие критерии их биологических особенностей. Каким должен быть при этом минимальный объем выборки, трудно ответить однозначно. Вероятно, что в каждом конкретном случае минимальный объем репрезентативной выборки будет варьировать в зависимости от конкретной констелляции экзогенных и эндогенных факторов, определяющих условия протекания процесса отлова. Например, в нашем случае с рыжей полевкой мы не смогли провести полный анализ улавливаемости всех внутрипопуляционных группировок, имея материал по отлову 472 особей.

Усредненная улавливаемость трех сравниваемых видов лесных полевок (красной, красно-серой и рыжей), обладающих сходными чертами биологии, достоверно не различается, хотя В. С. Смирнов [5] отмечал разницу между этими же видами по интенсивности вылова в заповеднике «Денежкин Камень».

Полученные нами показатели улавливаемости различных функциональных групп у красной и лесных полевок в целом доказывают факт избирательного вылова некоторых групп, что отра-

жает их биологическую специфику. Так, в группах самцов и самок красной полевки перезимовавшие особи, как установлено, имеют значительно более высокую вероятность поимки по сравнению с сеголетками. В группах сеголеток различия показателей вылова недостоверны, хотя самки sd имеют несколько большую улавливаемость по сравнению с самками jv, а самцы sd, наоборот, несколько меньшую по сравнению с самцами jv. Преобладание в пробах первых дней отлова перезимовавших особей (из-за их более высокой вероятности поимки) можно объяснить их доминированием в системе иерархического ранжирования. Перезимовавшие особи лучше знакомы с территорией и обладают наибольшей свободой в проявлении различных форм активности. Вероятность поимки животных соподчиненных иерархических рангов (в основном это молодые зверьки текущего года рождения, в первую очередь неполовозрелые) значительно ниже. Это явление можно считать распространенным среди мышевидных грызунов. Ранее оно было отмечено многими зоологами [7, 9, 12 и др.].

Перезимовавшие самки красной полевки имеют значительно более высокий показатель улавливаемости по сравнению с одновозрастными самцами, что может быть связано, на наш взгляд, с размерами их индивидуальных участков. Размер индивидуального участка влияет на вероятность случайного появления того или иного зверька в «опасной» зоне действия линии ловушек. Приведем один расчет, который сильно упрощает реальную ситуацию, но иллюстрирует высказанное предположение. Примем модель неперекрывающихся индивидуальных участков округлой формы. Как известно из литературы, средняя величина участков самцов красной полевки составляет 7300 м², величина участков самок — 3000 м² [3]. Вычислим средний диаметр участков: у самцов он составит примерно 96 м, у самок — примерно 62 м. Если при случайном стечении обстоятельств линия давилок пройдет через центры участков самца и самки, то в пределах участка самца окажется девять ловушек (если они выставлены с интервалом порядка 10 м), а в пределах участка самки — только шесть. Приняв радиус «привлекательности» приманки за 5 м, вычислим зону полного изъятия: для девяти давилок она оказывается равной 707 м², а для шести — 471 м². Отношение зоны изъятия ко всей площади участка для самца будет 0,0968, а для самки 0,157. Следовательно, самец мог бы иметь равную с самкой вероятность поимки только в случае, если его подвижность по территории в 1,6 раза выше, чем подвижность самки. Таким образом, более высокий показатель вылова самок вполне объясним чисто геометрическими закономерностями. Кроме того, есть данные, свидетельствующие о доминировании самок лесных полевок по отношению к одновозрастным самцам. Это установлено на субарктической популяции рыжей полевки [11], что также может влиять на показатель улавливаемости.

Количественные различия в вероятности поимки сравниваемых групп, по нашему мнению, лучше всего выражать через показатель (индекс) 50 %-ного уровня изъятия от начальной численности популяции, который имеет определенную временную размерность (в нашем случае сутки). Также возможно использование показателя избирательности, который является отношением временных интервалов, затрачиваемых на достижение равных уровней изъятия, сравниваемых по интенсивности вылова группировок. Предлагаемые рабочие формулы имеют вид

$$T_{50}=\frac{0,5}{\ln(1-q_i)};\ И=\frac{\ln(1-q_i)}{\ln(1-q_j)}.$$

Эффект избирательного отлова необходимо учитывать при изучении динамики численности и половозрастной структуры природных популяций, сборе исходных данных для их дальнейшего использования в имитационном моделировании или экологическом прогнозировании. Для оценки популяционных параметров желательно использовать виртуальные показатели, рассчитанные по кривым вылова изучаемых групп. При этом недостаточно простого суммирования данных, получаемых по 1—4 дням отлова, поскольку не может быть учтена гетерогенность населения облавливаемой территории в отношении вероятности поимки отдельных функциональных групп. Следует особо ответить, что даже качественные виртуальные оценки, получаемые по результатам четырех дней отлова и более, недостаточно точно отражают реальные соотношения абсолютных величин, поскольку они опосредованно зависят от плотности и пространственно-демографической структуры природных популяций. Перевод виртуальных показателей в абсолютные возможен только в случае, когда в ходе отловов определена с достаточной точностью площадь зоны вылова учетной линии. Это сложная самостоятельная проблема, поскольку площадь зоны вылова в каждом конкретном случае будет определяться целым комплексом разнообразных факторов (видом, полом, возрастом, плотностью, особенностями биотопа, сезоном, погодой, кормностью угодий и т. д.). Процедура эксперимента по определению ширины зоны вылова разработана В. С. Смирновым [5]. Нами он практически осуществлен в полевой сезон 1981 г. при проведении учетов мелких млекопитающих на Южном и Северном Урале. Полная зона вылова мелких млекопитающих километровой линией из 100 ловушек составила по ширине 95 м и по площади примерно 10,2 га. Плотность населения в период отловов была низкой. Только таким образом мы получили возможность оценить реальную плотность и структуру населения мелких млекопитающих (прежде всего лесных полевок) на обследованных территориях горных склонов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Мир, 1962. 269 с.

2. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

3. Никитина Н. А., Карулин Б. Е., Литвин В. Ю. и др. О размерах суточной территории и вероятном характере строения индивидуальных участков у некоторых видов грызунов.— Зоол. ж., 1977, т. 56, № 12, с. 1860—1869.

4. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

5. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1964. 87 с.

6. Смирнов В. С., Корытин Н. С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Свердловск, 1979. 78 с.

7. Тимофеев В. И. К оценке демографической структуры и численности популяции обыкновенной полевки.— В сб.: Количественные методы в экологии и биогеоценологии животных суши. Тезисы докладов II биоценологической конференции. Л.: Наука, 1975, с. 67—68.

8. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

9. Jensen T. S. Trappability of various fanctional groups of the forest *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*, and its application in density estimations.— Oikos, 1975, vol. 26, N 2, p. 196—204.

10. Leslie P. H., Davis D. H. S. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area.— J. Anim. Ecol., 1939, vol. 8, p. 94—113.

11. Minok S. Behavior of subarctic red-backed voles (*Clethrionomys gapperi athabascae*).— Can J. Zool., 1976, vol. 54, N 11, p. 1932—1945.

12. Smith M. H., Gardner R. H., Gentry J. B. et al. Density estimations of small mammal populations.— In: Small mammals, their productivity and populations dynamics/Eds. Golley F. B., Petrusewicz K., Ryszkowski L. International Biol. Programme, 1975, vol. 5, p. 25—53.

13. Zippin C. An evaluation of the removal method of estimating animal populations.— Biometrics, 1956, vol. 12, p. 163—189.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

О. А. ЛУКЬЯНОВ, О. Ф. САДЫКОВ

ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ ЧИСЛЕННОСТИ НА УЛАВЛИВАЕМОСТЬ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

При разработке стандартных методов учета относительного обилия грызунов обычно не принимается во внимание зависимость улавливаемости от уровня их численности. Наличие же такой зависимости вполне вероятно, поскольку известно, что многие эколого-этологические показатели грызунов (размер индивидуального участка, характер активности, доля в популяции быстроотлавливаемой размножающейся части и др.), влияющие на величину улавливаемости особей в ловушки, в свою очередь в значительной степени зависят от уровня плотности. По этой причине стандартный период по времени отлова оказывается далеко не стандартным по уровню изъятия. В результате сравнение показателей относительного обилия, полученных за стандартный промежуток времени, но при разной плотности грызунов, в определенной степени сопряжено с некоторыми ошибками.

Цель настоящей работы — изучение названного эффекта и его отражения на сравнительной оценке показателей относительного обилия, определенных за стандартный период времени (4 суток) при разных уровнях плотности лесных полевок.

Материал собран в полевые сезоны 1978—1981 гг. на Южном и Северном Урале (гора Косьвинский Камень), где мы использовали однородную методику четырехдневных отловов линиями из 100 давилок. Всего отработано более 35,5 тыс. ловушко-суток и отловлено 2331 лесных полевок.

Результаты исследования

Нами проанализированы обобщенные результаты отловов по всему роду *Clethrionomys*, поскольку данные по отдельным видам оказались недостаточными для такого анализа. Несмотря на некоторое огрубление подхода, он позволяет выявить некоторые наиболее общие закономерности вылова лесных полевок в зависимости от уровня их численности.

Все линии по суммарному отлову за 4 суток на 100 ловушек были разбиты на пять групп по градациям численности

Таблица 1

Характеристика вылова лесных полевок при различных уровнях их численности

Отлов за 4 суток на 100 ловушек	$C_t = B - qK_t$	n	K	$T_{50\%}$	$q_{i+\frac{1}{2}} = \frac{C_i - C_{i+1}}{C_i}$			Общий отлов за 4 суток
					$q_{1,5}$	$q_{2,5}$	$q_{3,5}$	
0—15	$C_t = 205{,}7 - 0{,}638K_t$ $r = -0{,}975$; $p < 0{,}05$	4432	7,27	0,68	0,593	0,379	0,122	305
16—30	$C_t = 226{,}2 - 0{,}561K_t$ $r = -0{,}999$; $p = 001$	1695	23,79	0,84	0,461	0,417	0,393	364
31—45	$C_t = 90{,}2 - 0{,}430K_t$ $r = -0{,}992$; $p < 0{,}01$	450	46,63	1,23	0,421	0,273	0,313	174
46—60	$C_t = 212{,}9 - 0{,}382K_t$ $r = -0{,}992$; $p < 0{,}01$	850	65,57	1,44	0,269	0,328	0,442	437
61—75	$C_t = 522{,}6 - 0{,}395K_t$ $r = -0{,}981$; $p < 0{,}02$	1450	91,24	1,38	0,214	0,430	0,399	1051

(табл. 1). Количество животных, отловленных за 4 суток, подвергали расчету по процедуре Лесли. Получили пять уравнений регрессии, соответственно числу принятых нами градаций численности. В качестве критерия относительной плотности был принят виртуальный показатель относительной численности на 100 ловушек: $K = N_0/n \cdot 100\%$, где n — общее количество ловушек, N_0 — ожидаемая численность полевок в зоне вылова.

Анализ изменения величины улавливаемости в зависимости от виртуального показателя обнаружил очень сильную отрицательную корреляцию ($r = -0{,}915$; $p < 0{,}05$; рис. 1). Связь между виртуальным показателем плотности и вероятностью поимки имеет вид прямолинейной регрессии: $q = 0{,}627 - 0{,}0031\ K$.

Известно [1], что связь между частотой поимки в одноместную ловушку и плотностью животных в зоне вылова имеет криволинейную зависимость вида $f = 1 - e^{-\bar{x}}$, где $\bar{x}$ — средняя плотность животных в зоне действия ловушки, а f — средняя частота заполнения животными ловушки в течение принятого отрезка времени (например, за одни сутки). Такая модель верна в случае, если поимки животных случайны и независимы, а их распределение по территории также подчиняется закону Пуассона. Принимая эту модель, но понимая, что она несколько упрощает реальную ситуацию, мы попытались устранить эффект воз-

Таблица 2

Потенциальная вероятность поимки лесных полевок при различных уровнях относительной численности (конкуренция за ловушку устранена)

Отлов за 4 суток на 100 ловушек	Дни отлова				n	$N_0=\frac{\hat{M}_1 \cdot C_1}{\hat{M}_1-\hat{M}_2}$	$\hat{q}$	K
	C_1	$\hat{M}_1$	C_2	$\hat{M}_2$				
0—15	162	165,0	66	66,5	4432	271,4	0,608	6,12
16—30	178	188,1	96	98,8	1695	374,9	0,502	22,11
31—45	76	83,2	44	46,3	450	171,4	0,486	38,09
46—60	175	195,9	128	138,7	850	599,3	0,327	70,51
61—75	420	495,9	330	374,4	1450	1714,2	0,289	118,21

растания конкуренции животных за ловушку при увеличении их плотности. В противном случае могло возникнуть мнение, что снижение вероятности поимки с увеличением плотности определяется только лишь эффектом роста конкуренции за ловушку.

Когда животное попадается в ловушку, она срабатывает, в результате в ходе отловов количество настороженных ловушек уменьшается, что снижает потенциальную вероятность вылова оставшихся в зоне действия линии животных в течение суток. Наиболее сильно это проявляется при высокой плотности населения. Потенциальная вероятность вылова могла бы реализоваться только в случае непрерывной работы всех ловушек в течение суток. В. С. Смирнов [2] рассмотрел данную ситуацию и показал, что потенциальная частота попадания (в терминологии В. С. Смирнова — посещаемость) может быть определена по числу давилок, оставшихся в течение суток или любого установленного отрезка времени нетронутыми. Величина посещаемости может быть рассчитана по формуле $M=\ln(n/n_0)$, где n — число выставленных ловушек, а n_0 — число несработавших, нетронутых. Величина M показывает, какова частота потенциального попадания животных в ловушку при их определенной реальной попадаемости. В отличие от реальной попадаемости потенциальная связана с плотностью прямолинейной зависимостью вида $M=\hat{q}\cdot N$, где M — потенциальная частота заполнения ловушки, $\hat{q}$ — потенциальная вероятность попадания животных в давилку, N — общее количество животных, обитающих в зоне действия ловушки. Расчеты M приведены в табл. 2, потенциальное количество животных $\hat{M}$, кото-

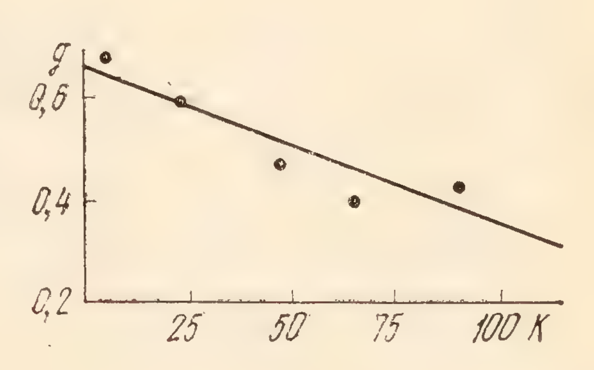


Рис. 1. Зависимость между показателем улавливаемости q и виртуальным показателем относительного обилия K.

рых можно отловить в течение определенных суток, определяется как произведение M на общее количество задействованных ловушек. Для определения потенциальной вероятности поимки надо оценить ожидаемую численность животных в зоне вылова n ловушек. В данном случае она может быть определена по методу двукратного использования индекса.

Приведем расчет N (ожидаемой численности) для класса плотности 61 — 75. Во-первых, необходимо определить потенциальное количество животных (лесных полевок), которые могли посетить 1450 ловушек в течение первых суток отлова:

$$\hat{M}_1 = \ln \frac{n}{n_0} \cdot n = \ln \frac{1450}{1450-420} \cdot 1450 = 495{,}9.$$

$\hat{M}_1$ является индексом посещаемости 1450 ловушек за первые сутки. После изъятия из зоны вылова линии 420 полевок данный индекс снизился до $\hat{M}_2 = \ln \frac{1450}{1450-330} \cdot 1450 = 374{,}4$. Далее составляем простейшую пропорцию

$$N_0 — \hat{M}_1,$$

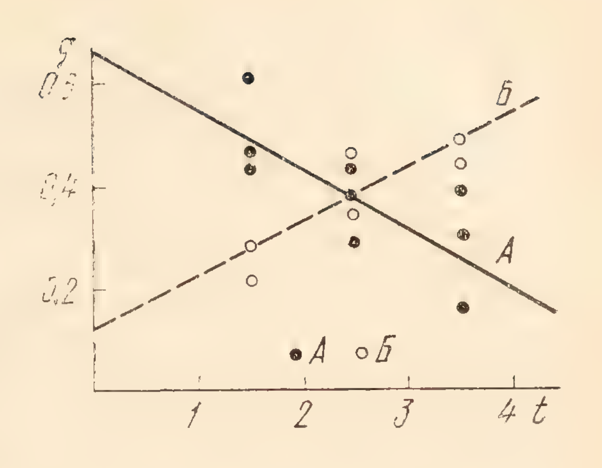
$$C_1 — (\hat{M}_1 — \hat{M}_2).$$

В этой пропорции C_1 — количество грызунов, добытых в первый день, откуда $N_0 = C_1 \cdot \hat{M}_1 / (\hat{M}_1 - \hat{M}_2) = 420 \cdot 495{,}9/(495{,}9 - 374{,}2) = 1714{,}2$. Таким образом, в зоне действия линии из 1450 ловушек обитало 1714 лесных полевок. Тогда потенциальная вероятность поимки каждой полевки равна $q = \hat{M}_1 / N_0 = 495{,}9/1714{,}2 = 0{,}289$. Другие потенциальные показатели вероятности поимок, рассчитанные аналогичным образом, приведены в табл. 2. Как видно, и в этом случае между виртуальным показателем относительной численности и потенциальной вероятностью поимки существует очень тесная отрицательная зависимость ($r = -0{,}948$; $p < 0{,}02$), описываемая уравнением регрессии вида $q = 0{,}586 - 0{,}0028K$.

Изменения улавливаемости полевок в течение четырех дней отлова

Применяя формулу Циппина [1], мы рассчитали вероятность поимки для каждой смежной пары дней периода отловов $q = (C_i - C_{i+1}/C_i$, где C_i — количество животных, добытых в i-й день отлова, q — вероятность поимки. Рассчитанные по этой фор-

Рис. 2. Зависимость между днем отлова и показателем улавливаемости при следующих градациях численности:
А — от 0 до 45 и *Б* — от 46 до 75 на 100 ловушек за 4 суток.



муле вероятности приведены в табл. 1. При расчете для различных градаций относительной численности было установлено наличие двух противоположных процессов изменения вероятности поимки в ходе отловов. Так, при градациях относительной численности от 0 до 45 (в среднем 12,8) на 100 ловушек вероятность поимки в течение 4 суток постепенно снижается ($r = -0{,}713$; $p < 0{,}05$; рис. 2). Снижение вероятности поимки от времени записывается уравнением регрессии вида $q = 0{,}644 - 0{,}108t$, где t — день отлова.

При градациях же относительной численности от 46 до 75 (в среднем 64,5) на 100 ловушек, мы наблюдаем противоположный характер изменения вероятности поимки в течение отловов. При этих градациях вероятность поимки день ото дня повышается ($r = +0{,}866$; $p < 0{,}05$; см. рис. 2). В данном случае зависимость вероятности поимки от дня отлова описывается уравнением регрессии вида $q = 0{,}123 + 0{,}090t$.

Отражение различной улавливаемости полевок при разной плотности на показателях относительного обилия

Установленный нами эффект отрицательной зависимости вероятности поимки от плотности населения полевок в зоне вылова линии существенно сказывается на сравнении оценок относительного обилия. В табл. 3 приведены изменения соотношения относительных показателей обилия на 100 ловушек в ходе многодневного вылова. Эмпирическая структура отлова при разных градациях плотности, которая была рассчитана нами по суммарному числу животных, добытых за 1, 2, 3, 4 суток, судя по критерию χ^2, не совпадает с теоретической структурой. Относительный показатель обилия в этом случае достоверно смещен по сравнению с ожидаемым. Иными словами, отрицательная корреляция показателя улавливаемости от плотности населения в зоне вылова приводит к занижению разницы (как относительной, так и абсолютной) по показателям относительной численности, которые были определены при разных плотностях. Рассмотрим это на конкретном примере. Сравнивая два показателя относительного обилия (3,65 и 28,97), полученные при градациях плотности 0—15 и 61—75 соответственно и рассчитанные

Таблица 3

Изменения соотношений показателей относительной численности в течение 4 суток отлова и значимость их отличий от ожидаемого по критерию χ^2

Отлов за 4 суток на 100 ловушек	Суммарное колич. добытых животных за i суток, где i — 1, 2, 3, 4				N_0
	1-й день	2-й день	3-й день	4-й день	
0—15	162 (16,0)*	228 (13,6)	269 (13,0)	305 (13,1)	322,4 (11,4)
16—30	178 (17,6)	274 (16,4)	330 (15,9)	364 (15,6)	403,2 (14,2)
31—45	76 (7,5)	120 (7,2)	152 (7,3)	174 (7,5)	233,8 (8,2)
46—60	175 (17,3)	303 (18,1)	389 (18,7)	437 (18,8)	557,3 (19,6)
61—75	420 (41,5)	750 (44,8)	938 (45,1)	1051 (45,1)	1323,0 (46,6)
χ^2	36,6	18,6	12,7	13,2	
$df=4$; p	$<0,001$	$<0,001$	$<0,05$	$<0,05$	

* В скобках — % от общего количества добытых в i-й день.

по первому дню отлова, мы можем отметить, что они отличаются в 7,9 раза. С поправкой на конкуренцию за ловушку разница будет уже составлять 9,2, но при этом реальное соотношение виртуальных показателей, рассчитанных из уравнений регрессии, составит 12,6. Таким образом, определенная традиционным способом разница относительных показателей при более подробном рассмотрении оказывается заниженной в 1,6 раза.

Обсуждение результатов

При изучении зависимости вероятности поимки от виртуального показателя относительного обилия нами обнаружена тесная отрицательная корреляция между этими переменными. Можно было бы предположить, что единственная причина снижения вероятности поимки с увеличением плотности населения животных — рост конкуренции за ловушку. Однако и при исключении влияния эффекта конкуренции установленная связь сохраняется. Ранее аналогичные результаты были получены В. С. Смирновым [2] при обработке данных по весенним и осенним отловам лесных полевок в заповеднике «Денежкин Камень», когда при более высокой осенней численности лесные полевки имели более низкую вероятность поимки, чем в весенний период низкой численности. Расчеты, проведенные нами по литературным данным [4], продемонстрировали тот же эффект у рыжей полевки ($r=-0,902$; $p<0,02$). Бичэм [3] констатировал, что у вида *Microtus townsendii* при отловах в живоловки в год спада численности наблюдалось увеличение вероятности поимки с 65 до 81—95 %. Поэтому логичны поиски причин такой связи в

изменениях некоторых черт биологии, влияющих на величину вероятности поимки при изменениях плотности населения. Это может быть и затухание процесса размножения по мере роста плотности населения, и увеличение доли мигрантов, и известное снижение подвижности полевок по мере роста плотности, что предупреждает повышенную стрессированность животных. В какой-то мере может влиять и сезонная, и годовая динамика обеспеченности полевок кормами, поскольку при меньшей обеспеченности полевок кормом их подвижность возрастает. Нельзя не учитывать динамику численности быстроотлавливаемых и медленноотлавливаемых группировок, поскольку с увеличением общей численности населения в летний период происходит снижение численности первых и рост — вторых. Все перечисленные и некоторые другие причины в своей совокупности ведут к появлению отрицательной зависимости плотности населения и величины вероятности поимки, к увеличению периода 50 %-ного изъятия с ростом плотности.

Представляет несомненный интерес изменение вероятности поимки в ходе отловов в зависимости от первоначальной плотности. При низких и средних уровнях плотности показатель уловистости изо дня в день падает, что объяснимо изменением соотношения между быстроотлавливаемыми и медленноотлавливаемыми группировками, которое неуклонно меняется в пользу последних в ходе отловов, а это в свою очередь снижает вероятность поимки полевок на облавливаемой территории.

При высокой первоначальной численности наблюдается противоположный эффект и показатель улавливаемости день ото дня возрастает. Это можно объяснить исходя из зависимости между плотностью и уровнем подвижности животных. При изъятии значительного количества животных (в первую очередь особей старших возрастных групп) подвижность оставшихся зверьков повышается, что связано с возможностью расширения их индивидуальных участков и снижением общей стрессированности.

При обсуждении двух последних пунктов мы исходили из предположения о незначительности уровней миграции исследуемых полевок в течение четырехсуточных отловов. Если по мере накопления материала значимость эффектов эмиграции и иммиграции будет установлена, то это внесет определенные коррективы в полученные результаты.

Перечисленные эффекты необходимо учитывать при сравнении показателей относительного обилия, получаемых при разных плотностях. Для этого следует пользоваться относительным показателем обилия, рассчитанным из уравнений регрессии Лесли, полученных по данным отловов в течение нескольких последовательных дней. Но наиболее точными будут оценки, базирующиеся на абсолютных показателях плотности изучаемых видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
2. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1964. 87 с.
3. Beacham T. D. Survival in fluctuating populations of the vole Microtus townsendii.— Can. J. Zool., 1979, vol. 57, N 12, p. 2375—2384.
4. Grodzinski W., Pucek Z., Ryszkowski L. Estimation of rodent numbers by means of prebating and intensive removal.—Acta theriol., 1966, vol. 11, N 10, p. 297—314.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. С. БЕЗЕЛЬ, Т. С. ЕГОРОВА, Э. Г. ПЛОТКО

КРИТИЧЕСКИЕ УРОВНИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ОРГАНИЗМЕ ГРЫЗУНОВ И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

В настоящее время особо остро стоит вопрос о количественном прогнозе последствий загрязнения природной среды тяжелыми металлами. Необходимость групповых (популяционных) [1] оценок эффектов токсического действия этих веществ обусловлена следующим:

1. Глобальный характер загрязнения природной среды приводит к практически одинаковым уровням воздействия на значительных территориях, т. е. на значительные выборки растительных и животных организмов. В этих условиях невозможны и, вероятно, нецелесообразны индивидуальные оценки уровней воздействия и степени поражения.

2. В рассматриваемой проблеме решающее значение имеют низкие уровни токсических металлов, воздействие которых не сопровождается четко выраженными специфическими признаками поражения. Речь идет о неспецифических проявлениях интоксикации, т. е. фактически о донозологической диагностике — распознавании состояния организма на грани нормы и патологии. При этом отклонение одного или нескольких показателей, характеризующих состояние конкретного организма, от некоторой статистической нормы еще не позволяет однозначно диагностировать наличие поражения, поскольку наблюдаемые отклонения могут быть связаны с естественной вариабельностью физиологических, биохимических и других особенностей организма. Рассмотрение этих же эффектов, отнесенных к достаточно представительной выборке организмов, обитающих в тождественных

[1] Здесь и в дальнейшем мы не придерживаемся традиционных экологических понятий популяции. Речь идет о групповом воздействии токсических агентов на достаточно многочисленные контингенты животных и растительных объектов, обитающих в тождественных условиях и подвергающихся равному токсическому воздействию. Мы считали возможным использовать этот термин, подчеркивая тем самым, что речь идет о воздействии на некоторый структурный компонент природных экосистем, поражение или частичное изменение в функционировании которого неизбежно отразится на состоянии экосистемы.

условиях и подвергающихся одинаковому токсическому воздействию, позволяет говорить о некоторой групповой норме и степени поражения, если считать такую выборку (популяцию) единым биологическим объектом.

3. Поскольку функционирование природных экосистем целиком определяется состоянием входящих в ее состав популяций, то и степень поражения отдельных популяционных группировок, вызываемая антропогенным загрязнением природной среды, является в конечном счете определяющей в судьбе самой экосистемы.

Рассмотрим популяцию животных, обитающих в условиях повышенных уровней загрязняющих веществ. Реакция отдельных животных на воздействие внешнего токсического фактора в этих условиях характеризуется определенными признаками интоксикации с различной степенью выраженности. Подобное различие в чувствительности организмов, составляющих единую популяцию, обусловлено следующим:

1. Несмотря на глобальный характер антропогенного загрязнения, естественная природная среда обитания животных характеризуется мозаичностью полей воздействия, вызванной ландшафтными особенностями рассматриваемого региона, мозаичностью растительного покрова, особенностями экологии животных и т. д.

2. Индивидуальные отличия интенсивностей обменных процессов у животных приводят к неодинаковым уровням накопления токсического металла в тканях животных, обитающих в тождественных условиях.

3. Ответная реакция на повышенное содержание токсического металла в тканях на любом уровне функционирования организма носит индивидуальный характер, определяя различную выраженность признаков интоксикации у отдельных организмов при равных уровнях накопления загрязнителя.

Таким образом, в популяции, обитающей в условиях повышенного уровня токсических веществ, имеется своеобразный спектр ответных реакций организмов, который может быть описан определенным законом статистического распределения. Ответная реакция организма на внешнее токсическое воздействие, характерное для естественного взаимодействия организма с внешней средой, и сдвигов, возникающих при таком воздействии и свидетельствующих о нарушении физиологической нормы и переходе в патологическое состояние, подразумевает оценку функционального состояния организма (по серии функциональных, физиологических, биохимических, а также и других тестов).

Следовательно, на первом этапе речь должна идти о диагностике состояния отдельного организма по принципу «норма — патология» с последующим переходом к оценке количества «пораженных» животных в популяции.

Диагностика состояния «норма-патология»

Современные токсико-гигиенические подходы к определению пороговых (действующих) доз токсических веществ, т. е. по существу диагностика состояния «норма — патология», основываются на концепции пороговости вредного действия загрязнителя. Под нормой следует понимать не только совокупность среднестатистических значений, основных и важнейших функциональных показателей, характеризующих состояние организма, но и среднее отклонение от этих значений, связанное не только с методическими погрешностями измерения показателей, но и в большей степени с индивидуальной изменчивостью параметров.

Чаще всего в качестве допустимой нормы принимается диапазон, равный двум стандартным отклонениям ($M \pm 2\sigma$), выход за пределы которого диагностируется как проявление патологии. В ряде случаев доверительный интервал нормы определяется при помощи критерия Стьюдента $M \pm tm$, где m — ошибка среднего, а конкретное значение параметра t находят с учетом числа наблюдений и принятого уровня доверительной вероятности [12].

Подобный подход к оценке нормы по каждому из выбранных показателей еще не определяет нормального статуса организма как целого, поскольку нормальное состояние в целом не сводится к простой совокупности частных норм отдельных показателей. Чем больше показателей учитывается, тем меньше вероятность обнаружить их всех одновременно в пределах выбранного диапазона нормы даже при отсутствии токсического воздействия [2]. И, наоборот, отклонение некоторой части показателей за пределы нормы еще не определяет однозначно наличие патологических сдвигов у конкретного организма.

Обсуждаемая проблема границы нормы связана с возможными индивидуальными колебаниями показателей состояния организма, наблюдаемыми у интактных животных. Однако понятие нормы и ее границы неразрывно связано с возможным токсическим действием на организм. Естественно, что установление корреляционных связей между уровнями токсического воздействия и соответствующими показателями состояния организма — непременный этап токсико-экологических исследований.

Традиционно в качестве меры загрязнения природной среды рассматривают превышение содержания токсических веществ в воздухе, воде, почвах над естественными фоновыми уровнями. Однако изолированность внутренней среды организма от внешнего мира и сложность адекватной оценки количества загрязнителя, поступающего в организм различным путем (через легкие, кожу, желудочно-кишечный тракт), в значительной мере усложняют возможность оценки действующих уровней токсических агентов. Поэтому в дальнейшем в качестве меры токсического воздействия целесообразно рассматривать содержание

токсических веществ во внутренних средах организма (кровь, отдельные ткани и органы).

Корреляционные зависимости «содержание токсического вещества в организме — состояние организма» могут быть найдены для каждого из выбранных показателей и в своей совокупности определяют интегральную реакцию организма на токсическое воздействие. Данные о границе нормы для каждого из них позволяют оценить критические уровни токсического вещества $C_i^{кр}$ в организме, превышение которого, согласно изложенному выше, должно диагностироваться как отклонение от нормы по данному показателю. Совокупность таких критических уровней, полученная для каждого из показателей состояния организма, определяет некоторый диапазон значений $C^{кр}$, который может рассматриваться как порог токсического действия данного вида загрязнителя.

Таким образом, выбор наиболее информативных показателей и параметров организма, оценка границы нормы для каждого из них по данным интактных животных, определение корреляционных зависимостей для тех же показателей и уровней токсических веществ в организме, последующее определение диапазона критических уровней токсических веществ по каждому показателю — такова последовательность рассуждений, в результате которых все многообразие токсических проявлений (выраженное через выбранные показатели состояния) можно свести к диапазону критических значений одного показателя — уровня токсического вещества в организме.

Переход к популяционным оценкам

Ранее отмечали, что отклонение некоторых показателей состояния организма у отдельного животного за пределы статистически установленной нормы еще не может быть определено как «патология». Понятие нормы и ее границы носит статистический характер, т. е. остается справедливым для значительных выборок животных (в нашем понимании — для популяции). Это значит, что в качестве ответной реакции популяции на внешнее токсическое воздействие следует рассматривать совокупность ответных реакций составляющих ее организмов, описываемую одним из законов статистического распределения. При наличии достаточно жесткой корреляции между уровнями токсического вещества в организме и его состоянием, определяемым по данным функциональных, физиологических, биохимических или иных показателей, ответная реакция популяции может быть представлена функцией распределения $F(C)$. Здесь C — уровень токсического вещества в организме или отдельных его системах (например, функция распределения концентраций тяжелых ме-

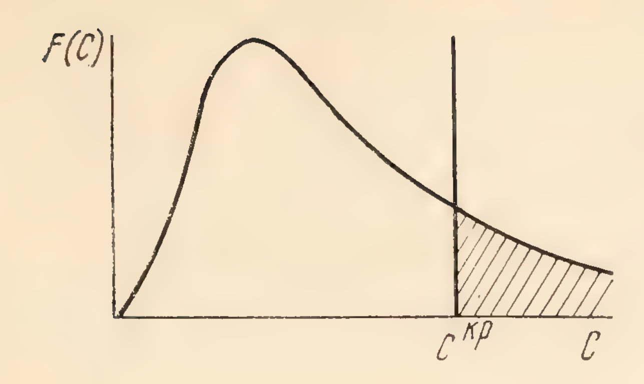


Рис. 1. Функция распределения концентраций тяжелых металлов в организмах $F(C)$ и критический уровень $C^{кр}$.

Рис. 2. Зависимость уровня свободных SH-групп в сыворотке крови (*А*), содержание копропорфирина в моче (*Б*), активность щелочной фосфатазы крови (*В*) и холинэстеразы печени (*Г*), содержания ретикулоцитов крови (*Д*) от концентрации свинца в мышцах животных.

5 Заказ 413

таллов в крови достаточно представительной выборки животных).

Сопоставление функции распределения $F(C)$ с соответствующей пороговой концентрацией $C^{кр}$ позволяет оценить долю животных в генеральной совокупности (популяции), концентрация токсического вещества в организме которых превысит критический уровень, т. е. ожидаемую долю «пораженных» животных (рис. 1).

Исходный экспериментальный материал получен на лабораторных крысах, хотя ниже речь будет идти о природных популяциях грызунов. Возможность и необходимость постановки экспериментов на лабораторных животных обусловлена следующим:

1. Различные природные виды мышевидных грызунов представляют в систематике один отряд с лабораторными крысами. Это позволяет предполагать, что патогенез интоксикации большинством антропогенных загрязнителей, в том числе и тяжелых металлов, как и уровни действующих доз будут достаточно близкими.

2. Большое количество токсикологических данных о воздействии тяжелых металлов на организм лабораторных крыс и человека позволяют достаточно обоснованно выбрать основные показатели состояния организма, характерные для данного вида интоксикации.

3. Лабораторные животные даже в случае стадного разведения обладают несомненно меньшей индивидуальной изменчивостью функциональных, физиологических и других показателей в норме и при токсическом воздействии. Это обстоятельство может оказаться решающим, если учесть низкие уровни воздействия.

4. Нереально рассчитывать на получение достаточно представительного токсикологического материала на животных из природных популяций, даже если речь идет о широко распространенных видах мышевидных грызунов.

Материал и методика исследования

Три группы животных, по 45—50 крыс в каждой, подвергали круглосуточной пятимесячной ингаляционной затравке окисью свинца в концентрациях 0,01, 0,0007 и 0,0001 мг/м^3. Четвертая группа была контрольной.

При выборе показателей функционального состояния организма мы исходили из того, что развитие хронической свинцовой интоксикации характеризуется рядом специфических симптомов. К ним относятся изменение морфологической картины крови, ингибирование ряда ферментов, особенно холинэстеразы и

других энзимов, синтез которых осуществляется в печени, поскольку она обязательно вовлекается в патологический процесс, снижение содержания SH-групп в протоплазме нервных клеток, нарушение порфиринового обмена и др. [1]. Исходя из этого, определение границы нормы в ходе эксперимента проведено по пяти показателям: 1) по содержанию ретикулоцитов крови, 2) содержанию свободных SH-групп в сыворотке крови, 3) активности щелочной фосфатазы крови, 4) содержанию копропорфирина в моче, 5) активности холинэстеразы печени.

Первые четыре показателя определяли у одних и тех же животных в динамике ежемесячно, а активность холинэстеразы печени — в конце затравки. После окончания эксперимента было установлено содержание свинца в крови и тканях забитых животных. Биохимические показатели определяли по общепринятым методикам [8]. Содержание свинца в биологических субстратах анализировали спектральным методом.

Оценка результатов наблюдений основана на наличии значимых функциональных изменений в организме, характеризующихся выходом выбранных показателей за пределы нормы, определяемой у интактных животных в течение достаточно длительного времени, учитывающего возможные временные и сезонные колебания этих величин. Интактных животных забивали ежемесячно в течение полугода, кровь и ткани анализировали по выбранным показателям.

Результаты и их обсуждение

Показатели нормы у интактных животных, полученные в эксперименте, приведены в таблице. Наибольшая вариабельность наблюдается при определении содержания копропорфирина в моче (29 %), наиболее стабильны показатели активности щелочной фосфатазы крови (11 %). Все рассматриваемые показатели по своей вариабельности могут быть отнесены к пластическим параметрам организма [12], поэтому соответствующий уровень достоверной вероятности оценки границы нормы по всем показателям может быть принят равным $P<0{,}05$. В таблице приведены границы нормы, определяемые методом И. В. Саноцкого, И. П. Улановой [9] и И. М. Трахтенбергом с соавторами [12]. Как и следует ожидать, наиболее жесткие границы нормы наблюдаются при оценке вторым методом [2].

По данным хронической затравки животных были определены корреляционные зависимости между уровнями свинца в мышцах и каждым из выбранных показателей. Известно, что при длительной затравке наблюдается постоянное накопление свин-

[2] В токсико-гигиенической литературе упоминаются и другие методы оценки границы нормы, например $\pm\sigma$ [13] или $\pm 1{,}5\ \sigma$ [5, 10].

Основные показатели функционального и критические уровни свинца

Показатели состояния организма	n	Среднее значение и стандартное отклонение	Коэффициент вариации	Граница нормы, рассчитанная по	
				[9]	[12]
Уровни ретикулоцитов крови $C_{рц}$, %	53	$1,08\pm0,17$	16	1,42	1,13
Содержание свободных SH-групп в крови C_{SH}, мкмоль/100 мл	51	2967 ± 547	18	1873	2814
Активность щелочной фосфатазы крови $C_{щф}$, мкмоль/мл/мин	54	$0,177\pm0,02$	11	1,137	0,171
Копропорферин мочи $C_{кп}$, мг/г креатенина	52	$180\pm51,6$	29	312	194
Активность холинэстеразы печени, $C_{хэ}$, экстенции	20	177 ± 35	20	107	161

ца в скелете, которое в нашем опыте не достигает равновесного состояния. В крови же и мышцах крыс стационарные уровни свинца, соответствующие данному уровню его поступления в организм (концентрация Pb в воздухе), устанавливаются в течение первого месяца затравки. Поэтому именно концентрация свинца в тканях принята в качестве аргумента в упомянутых зависимостях.

При описании динамики изменения содержания SH-групп в крови, активности щелочной фосфатазы крови и холинэстеразы печени наиболее адекватной будет логарифмическая зависимость вида

$$\ln C_{SH,\ щф,\ хэ}=AC_{Pb}+B. \qquad (1)$$

Остальные показатели состояния хорошо описываются линейной зависимостью

$$C_{кп,\ рц}=AC_{Pb}+B. \qquad (2)$$

Полученные зависимости воспроизведены на рис. 2. Заштрихованная площадь соответствует пределам предсказываемых по выражениям (1) и (2) значений анализируемых показателей, в которые попадает их фактическое значение с 95 %-ной вероятностью.

Следует отметить также достаточно высокий коэффициент корреляции полученных зависимостей ($R\sim0,8$). Это обстоя-

состояния организма в мышцах

Зависимость между уровнем Pb и показателями состояния	Критические уровни Pb в мышцах, мкг/100 мг по	
	[9]	[12]
$C_{Pb}=\frac{C_{рц}-0,79}{0,032}$	19,7	10,6
$C_{Pb}=\frac{8,36-\ln C_{SH}}{0,027}$	30,5	15,4
$C_{Pb}=-\frac{1,61+\ln C_{щф}}{0,01}$	38,0	15,8
$C_{Pb}=\frac{C_{кп}-100,2}{4,9}$	43,2	19,1
$C_{Pb}=\frac{5,2-\ln C_{хэ}}{0,032}$	25,7	13,3

тельство позволяет в дальнейшем рассматривать содержание Pb в тканях в качестве адекватного показателя состояния организма.

Воспользуемся определенными в таблице границами нормы по каждому показателю для оценки критического содержания свинца $C_{Pв}^{кр}$ в тканях по формулам (1) и (2). Полученный диапазон критических концентраций свинца от 10 до 40 мкг/100 мг отражает не только разброс индивидуальной чувствительности животных к данному металлу, но и субъективность методов оценки границы нормы. В дальнейшем примем некоторое среднее значение концентрации, равное 20÷30 мкг/100 мг.

Согласно изложенному ранее, оценка популяционного эффекта связана с анализом функции распределения $F(C_{Pb})$ содержания свинца в тканях организма. Статистический анализ концентраций свинца или других тяжелых металлов в тканях, крови и моче животных и человека показывает, что наиболее адекватно описывать функцию $F(C_{Pb})$ законом логнормального распределения [7, 16]. Параметрами такого распределения являются медиана m и стандартное отклонение логарифма случайной величины $\sigma=\log C_{Pb}$, которые связаны со средним значением концентрации $\overline{X}$ и стандартным отклонением S, обычно определяемыми для экспериментальных данных в предположении о нормальном законе распределения.

Поскольку мы предполагаем, что анализируемая выборка отражает закон распределения свинца в организме животных генеральной совокупности, то количество особей, содержание свинца в тканях которых превышает критический уровень $C_{Pв}^{Кр}$, соответствует доле «пораженных» животных в популяции. Так, при критических уровнях свинца 20÷30 мкг/100 мг в первой группе животных (концентрация воздуха 0,01 мг/м^3) следует ожидать проявление признаков интоксикации у 4÷16 % животных.

Применяемые в настоящее время математические модели обмена тяжелых металлов в организме животных позволяют использовать критические уровни в тканях для прогноза воз-

можного токсического действия свинца на популяцию. Если кинетические параметры таких моделей — статистически распределенные величины, характеризуемые средними значениями и их стандартными отклонениями, то, используя генератор случайных чисел для случайного выбора значений этих параметров, в результате достаточного числа реализаций на ЭВМ можно получить решение модели, имитирующее распределение содержания токсического металла в тканях организма при различных уровнях воздействия.

Воспользуемся моделью обмена свинца, опубликованной ранее [3]. В качестве конкретного примера рассмотрим состояние популяции мышевидных грызунов, обитающих в условиях повышенного содержания свинца в окружающей среде. Реально такую ситуацию можно представить, рассматривая наземные экосистемы, расположенные на различных расстояниях от автомобильной дороги с интенсивным движением.

Проблема переноса токсикологических данных, полученных в эксперименте, на природные популяции мышевидных грызунов связана с необходимостью количественного учета экологических условий существования природных популяций: особенностей сезонной структуры питания и миграции животных, мозаичностью полей загрязнения, обусловленной микрорельефом местности, локальной влажностью или сухостью отдельных стадий, особенностью почвенного и растительного покрова и т. д.

Попытки каким-либо образом рассмотреть перечисленные обстоятельства неизбежно ведут к необходимости учета дополнительного количества экспериментально необоснованных параметров, что в конечном счете снижает прогностическую значимость проводимых оценок.

Поэтому в приводимом нами примере речь идет о некоторой условной популяции мелких грызунов, обитающей достаточно длительное время в условиях постоянного поступления свинца в организм животных с пищей. Предполагается также полная пространственная изоляция популяции, которая исключает обмен мигрантами с других участков. Мы не оговариваем также вид животных.

Оценка суточного поступления Pb в организм животных, сделанная на основании литературных данных о содержании металла в злаковых травах, произрастающих в придорожных зонах автомагистралей [4], позволила допустить, что при среднем весе взрослых животных 25—30 г их ежедневный рацион составляет 5 г сухой растительности [6, 15]. По данным большинства авторов, желудочно-кишечное всасывание неорганических солей свинца не превышает $6 \div 7$ %.

Имитация на модели упомянутых режимов поступления Pb позволила получить ожидаемые его концентрации в крови, мышцах и скелете животных. Так, среднее содержание свинца в организме грызунов в этих условиях (места обитания на расстоя-

нии 2÷7 м от дороги) составляет 8÷14 мг/кг сухого веса. Полученные оценки очень близки к концентрациям металла, определяемым в организме мелких млекопитающих, отловленных на расстоянии до 10 м от дороги [14]. Если принять обсуждаемый выше критический уровень свинца 25 мкг/100 г, то для животных, обитающих на различных расстояниях от дороги, ожидаемое количество «пораженных» особей будет изменяться от 80 % в непосредственной близости от дороги до 45 % на расстоянии 25 м.

Таким образом, использование математической модели обмена свинца в организме грызунов в сочетании с определенным в хроническом эксперименте на лабораторных крысах критическим уровнем этого металла в мышцах (20÷30 мкг/100 г) позволяет прогнозировать возможную степень поражения популяции грызунов (количество «пораженных» животных в популяции). Подобные оценки состояния природных популяций возможны при различных уровнях и длительности загрязнения среды обитания животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алданазаров А. Т. Изменение системы крови при сатурнизме. Алма-Ата: Наука, 1974. 251 с.

2. Баевский Р. М. Прогнозирование состояния на грани нормы и патологии. М.: Медицина, 1979.

3. Безель В. С. Математическое моделирование обмена свинца при одно- и многократном введении его крысам.— В кн.: Моделирование поведения и токсического действия радионуклидов. Свердловск, 1978, с. 8—15.

4. Берзиня А. Я. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей.— В кн.: Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига: Зинатне, 1980, с. 28—45.

5. Коршун М. Н., Кравченко А. Д. Проблемы «гигиенической нормы» применительно к задачам гигиенического нормирования.— Гигиена и санитария, 1978, № 10, с. 82—83.

6. Маслов В. И., Маслова К. И. Вклад популяции мышевидных грызунов в процесс перераспределения естественных радионуклидов в лесных биогеоценозах через трофические связи.— В кн.: Радиоэкология позвоночных животных. М.: Наука, 1978, с. 60—70.

7. Нижников А. И., Агапов М. Г., Дикая Е. Я. и др. Некоторые параметры обмена Pb-210 в организме коренных жителей Крайнего Севера.— В сб.: Радиационная гигиена. Л., 1980, с. 14—17.

8. Пушкина Н. Н. Биохимические методы исследования. М.: Медгиз, 1963. 392 с.

9. Саноцкий И. В., Уланова И. П. Критерии вредности в гигиене и токсикологии при оценке опасности химических соединений. М.: Медицина, 1975. 328 с.

10. Соколов В. В., Грибова И. А. Гематологические показатели здорового человека. М.: Медицина, 1972.

11. Тарабаева Г. И. Действие свинца на организм и лечебно-профилактические мероприятия. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. 285 с.

12. Трахтенберг И. М., Сова Р. Е., Шефтель В. О., Оникиенко Ф. А. Показатели нормы у лабораторных животных в токсикологическом эксперименте. М.: Медицина, 1978. 175 с.

13. Уланова И. П., Авилова Г. Г., Карамзина Н. М. и др. Значение стадий первичных реакций организма для установления порога хро-

нического действия промышленных ядов.— В кн.: Токсикология новых промышленных химических веществ. М., 1971, вып. 12, с. 5—20.

14. Getz L. L., Verner L., Prather M. Lead concentrations in small mammals living hear highways.— Environ. Pollut., 1977, vol. 13, N 2, p. 151—157.

15. Ryszkowski L., Goszczynski J., Truszkowski J. Trophic relationship of the commenvole in cultivated fiolds.— Acta Theriol., 1973, vol. 18, p. 125—165.

16. Shmomura S., Kimura A., Nakagawa H., Takao M. Mercury levels in human hair and sex factors.— Environ Res., 1980, vol. 22, p. 22—30.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. Г. НЕГАНОВ

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОЛКА В ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ

В Пермской области, судя по результатам зимних маршрутных учетов с 1964 по 1978 гг., численность волка на большей части территории возрастала. О том же свидетельствуют данные по добыче волка: с 1965 по 1980 гг. добывалось ежегодно 63, 85, 75, 64, 113, 85, 105, 127, 143, 143, 163, 194, 266, 385, 430 и 540 волков. В результате роста численности волка возрос и ущерб животноводству. За период 1965—1974 гг. он составил 134,2 тыс. руб., в 1976 г.— 98,8 тыс. руб., а в последующие годы достиг 100—120 тыс. руб. ежегодно.

С 1979 г. Государственной охотничьей инспекцией области организованы абсолютные учеты волка, методика которых заключается в выявлении и картировании границ постоянных семейно-стайных участков обитания и регистрации нетерриториальных зверей, не имеющих своих обособленных участков обитания [1, 2 и др.]. Районные охотоведы Госохотинспекции ежеквартально вносят коррективы в результаты учета, которые обрабатываются областной Госохотоинспекцией. Таким образом мы получаем объективные данные о численности волка на период после его размножения и на конец календарного года. При этом удается избежать наиболее распространенной ошибки маршрутных учетов — завышения общей численности популяции.

Результаты учетов позволяют заключить, что в период 1965—1971 гг. численность волка увеличилась с 350 до 500 голов, к 1974 г. достигла 900 особей, к 1978 г.— 1500—1600 голов [4] и в следующие два года (по данным на конец года) — 1600—1550 особей. По результатам осеннего учета 1981 г. в большинстве районов области снижения численности волков не отмечено, несмотря на то, что интенсивность истребления хищника на территории области постепенно возрастала с 18 % (63 из 350 волков, имевшихся в области в 1965 г.) до 35 % (540 из 1550) в 1980 г.

Возросшая в последние годы добыча волка не снизила его численности, но, по-видимому, остановила ее рост. Почти 9-крат-

ное увеличение добычи с 1965 по 1980 гг. можно расценивать как совместный результат роста численности и усиления мер, направленных на уничтожение волка [5].

Одной из причин увеличения численности волка на территории Пермской области в рассматриваемый период, как и в целом по стране, явилось ослабление борьбы с ним по мере послевоенного снижения численности и в следующие годы [1, 3, 4 и др.]. Об ослаблении борьбы, в частности, свидетельствуют такие данные. Борьба с волком направлена на то, чтобы уменьшить ущерб животноводству. С 1965 по 1974 гг. добыча одного волка приходилась на 134 руб. ущерба от волков, в 1976, 1977 и 1978 гг.— на 510, 375 и 312 руб. Очевидно, эффективность борьбы с волком в последние годы возрастает, но еще не достигла уровня 1965—1974 гг.

Учеты волка показали неодинаковую плотность заселения разных зон области, что обусловлено разнородностью условий обитания. В связи с возросшей численностью волка в Пермской области представляют интерес причины, определяющие его неравномерное распределение.

Распространение и численность волка зависят от таких факторов, как доступность корма, глубина и плотность снежного покрова [3, 7 и др.], наличие рек и дорог, по которым можно легко передвигаться в зимнее время, степень освоенности местности человеком.

По разнородности экологических факторов, влияющих на жизнь волка, территорию области можно разделить на четыре физико-географические зоны: Восточную, Северную, Центральную, Южную. Наибольшая по площади Восточная зона — 35 % от общей территории области — включает часть Чердынского района, расположенную восточнее р. Колвы, Красновишерский, Александровский, Горнозаводский и другие районы, расположенные в предгорьях и горах Западного Урала. Северная зона составляет 25 % территории области, охватывает западную часть Чердынского района, Гайнский, Косинский и другие районы, находящиеся в верховьях р. Камы.

Обе зоны характеризуются высокой облесенностью (лесистость 85—90 %) и густой сетью рек, глубоким снежным покровом, достигающим в северной зоне 70—90 см, в восточной — 90—170 см. На склонах Уральского хребта в некоторые зимы глубина снега достигает 2—2,5 м. Период глубокоснежья очень продолжительный и длится обычно с конца ноября до середины апреля.

Большую часть зимы снег в лесу находится в рыхлом состоянии, что затрудняет, а иногда делает невозможным передвижение волка. В этих условиях численность лося — основного объекта питания волка — очень низка. Лось откочевывает в районы с менее высоким снежным покровом, и лишь незначительная часть животных небольшими стадами остается в пой-

мах рек, на поверхности которых из-за наледей глубина снега не превышает 40—50 см.

Обе зоны мало заселены человеком и имеют небольшое количество населенных пунктов, животноводство развито слабо. Борьба с волком не организована и носит в основном случайный характер. В период с 1977 по 1980 гг. в восточной зоне добывалось по 44, 45, 40, 53, в северной — 34, 45, 58, 62 волка в год.

В связи с возросшей в последние годы интенсивностью освоения леса для обеих зон характерно наличие обширных вырубок, зарастающих лиственными породами деревьев взамен коренных темнохвойных. Это предопределило увеличение численности лося. Появилась сеть лесовозных дорог, по которым волк начал активно расселяться в зимнее время в места, ранее не освоенные видом. Так, если до середины шестидесятых годов в горных районах встречи волка не отмечались, а в предгорьях были редкостью, то в последние годы хищник появился на территории Горнозаводского района, в окрестностях городов Губахи, Кизела и Гремячинска; отмечено появление выводка волчат в окрестностях пос. Вижай Чердынского района. В малоснежные зимы зарегистрированы редкие случаи захода волка по р. Вишера до д. Лыпья Красновишерского района. Если в 1964 г. численность волка в восточной зоне оценивалась в 50—60 особей, то по учетным данным на конец 1980 г.— 250. Средняя за 16 лет плотность увеличилась в пять раз — до четырех-пяти зверей на 1 тыс. км^2. При этом плотность хищника на территории зоны не одинакова и уменьшается в направлении к Уральскому хребту, где постоянное обитание волка не отмечено, так как глубина снежного покрова достигает порогового значения, при котором передвижение волка затруднено. Численность волка в северной зоне увеличилась вдвое: со 150—170 особей в 1964 г. до 320 в 1980 г., средняя плотность достигла восьми-девяти зверей на 1 тыс. км^2. Наибольшая плотность хищника в зимнее время отмечается вдоль пойм рек, где концентрируется лось, но в целом уменьшение плотности в зоне обнаруживается в направлении с юга на север, где наибольшая глубина снежного покрова.

Центральная зона, занимающая четвертую часть территории области, расположена южнее верховьев р. Камы и включает равнины Прикамья, с востока ограничена долиной р. Камы, на юге доходит до линии северных административных границ Большесосновского, Частинского, Осинского, Бардымского, Ординского, Кишертского районов.

Для зоны характерны меньшая, чем для северной и восточной зон, глубина снежного покрова — 40—60 см, лесистость — 50—60 %, наиболее высокая в области численность лося. Зона значительно освоена и густо заселена человеком, развито животноводство. Здесь более интенсивно проводилось истребление волка. В период с 1977 по 1980 гг. добывалось по 120, 155, 160,

233 хищника в год. Несмотря на это, численность волка возросла с 50—60 особей в 1964 г. до 620 в 1980 г., а плотность увеличилась в 10 раз и составила в среднем 17—18 голов на 1 тыс. км^2.

Южная зона, площадь которой составляет 16 % территории области, включает южные районы, граничащие с Башкирской АССР. В отличие от описанных зон здесь лесистость в разных районах составляет 35—45 %, глубина снежного покрова не превышает в среднем 25—50 см. Средняя плотность лося равна 3—4 головы на 1 тыс. га. Зона наиболее густо заселена и интенсивно осваивается человеком, как и в Центральной зоне, развито животноводство. В этой зоне наиболее высокие в области темпы истребления волков: с 1977 по 1980 гг. добывалось по 68, 140, 172, 192 хищника в год. Численность волка возросла с 30—40 голов в 1964 г. до 360 — в 1980 г., а плотность за этот период возросла так же, как и в центральной зоне, почти в 10 раз и составила 15—16 голов на 1 тыс. км^2.

В 1979—1980 гг. в зоне ежегодно истреблялось около 50 % от общего поголовья волка, однако, как показали данные осеннего учета 1981 г., снижения численности не произошло, в отличие от результатов, приведенных В. И. Осмоловской, С. Г. Приклонским, Е. Н. Тепловой [6], которые считают, что ежегодное истребление 50 % от поголовья волка и более должно приводить к снижению его численности.

Выводы

1. Численность волка на территории Пермской области в последние годы возрастала, несмотря на то, что интенсивность истребления увеличилась с 18 до 35 %.

2. Распространение волка на территории неравномерно. Минимальная плотность наблюдается в восточной и северной зонах области (соответственно 4,5 и 8,5 особи на 1 тыс. км^2). Максимальная плотность в центральной зоне 17—18 голов на 1 тыс. км^2. Причина неравномерного распространения хищника — различная глубина снежного покрова, плотность лося, степень освоенности территории человеком.

3. Интенсивность истребления волка до 35 %, а в отдельных случаях до 50 % от общего поголовья недостаточна для остановки роста его численности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бибиков Д. И. Волк и человек: состояние проблемы.— В сб.: Поведение волка. М., 1980, с. 30—38.

2. Кудактин А. Нетерриториальные волки.— Охота и охотничье хозяйство, 1981, № 9, с. 16—17.

3. Макридин В. П. Волк.— В кн.: Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная промышленность, 1978, с. 8—50.

4. Неганов В. Г. Волк и его значение как хищника в Пермской области.— В сб.: Биогеография и краеведение. Пермь, 1977, с. 78—82.
5. Неганов В. Г. Структура популяции волка в Пермской области.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 17—18.
6. Осмоловская В. И., Приклонский С. Г., Теплова Е. Н. Территориальное размещение *Canis lupus* L., *Vulpes vulpes* L., *Lynx lynx* L. в лесной зоне европейской части РСФСР.— Труды Первого международного териологического конгресса. М., 1974, с. 93.
7. Формозов А. Н. Роль снежного покрова в жизни млекопитающих и птиц.— В сб.: Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Нов. серия, 1946, вып. 5, с. 47—49.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

А. Я. БОНДАРЕВ

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РАЗМНОЖЕНИЯ ВОЛКОВ АЛТАЯ И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

При изучении размножения волков проанализированы сведения о 168 выводках из Алтайского края за период с 1968 по 1979 гг.

Для опроса охотников, добывающих волчат на логовах, применяли три варианта анкет. Основными вопросами во всех анкетах были следующие: число и месяц находки логова; возраст волчат; зрячие ли волчата; их количество; всех ли удалось забрать; пол волчат; местность, где располагалось логово и где щенилась волчица (если в норе, то кому она раньше принадлежала); расстояние от логова до водопоя, до дороги, до ближайшего населенного пункта; остатки каких животных, добытых волками, обнаружены у логова. Наиболее опытным охотникам задавали дополнительно ряд других вопросов.

Использованы также архивные материалы о 162 выводках волчат, добытых в 1955—1958 гг. на территории Курганской области.

За 1973—1980 гг. автором или при непосредственном его участии в период гона и после него отстреляно 75 волков, половые органы которых осматривались, промерялись и взвешивались. Дополнительно обследованы 14 волков, добытых охотниками.

Плодовитость. В равнинно-предгорных угодьях добыто 12 беременных волчиц. У них было от 5 до 11 эмбрионов, в среднем 7,66±0,48. У самок, имевших семь и восемь эмбрионов, два из них были наполовину меньше остальных, вероятно, резорбирующиеся. В Горном Алтае (Шебалинский район) 5 мая 1980 г. добыта волчица с восмью эмбрионами. В Кемеровской области на Салаире 7 апреля 1979 г. у двух самок обнаружены восемь и девять эмбрионов.

По равнинно-предгорной части Алтайского края размеры выводков (табл. 1) варьировали от 2 до 13 (CV=26,4—34,8 %), в среднем 7,04±0,18 (CV=29,6 %), а по Горному Алтаю — 5,83±0,29 (CV=27,2 %), т. е. достоверно ниже (t=3,5). Г. Д. Дулькейт [8] для 40—50-х годов отмечает выводки в

Таблица 1

Распределение выводков по количеству волчат, средняя плодовитость (M) и среднее количество самок в приплоде (C)

Годы	Колич. волчат в выводке												Число выводков	$M \pm m$	CV, %	В том числе самок	
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13				M	$\% \pm m$
Равнина, предгорья Алтая																	
1968—1972	—	—	3	1	3	4	1	2	1	3	—	1	19	7,63±0,61	34,8	3,2	41,9±4,1
1973—1954	—	—	1	2	1	3	3	3	—	—	1	—	14	7,43±0,55	27,7	4,1	54,9±4,5
1975—1976	—	1	2	2	5	3	4	—	4	1	—	—	22	7,04±0,47	31,3	4,0	56,6±4,0
1977	—	1	3	5	4	3	3	2	1	—	—	—	22	6,23±0,39	29,4	3,1	50,0±4,3
1978	1	—	1	4	4	6	7	2	2	—	—	—	27	6,89±0,35	26,4	3,2	46,8±3,7
1979	—	1	2	2	6	6	4	6	1	2	—	—	30	7,23±0,36	27,3	3,4	47,1±3,4
Итого	1	3	12	16	23	25	22	15	9	6	1	1	134	7,04±0,18	29,6	3,45	49,0±1,6
Горный Алтай																	
1973—1979	—	2	2	11	6	5	2	1	1	—	—	—	30	5,83±0,29	27,2	3,42	58,3±3,7

Таблица 2

Динамика полового соотношения и размеров выводков у волчат Курганской обл.

Показатель	1955 г.		1956 г.		1957 г.	
	1*	2	1	2	1	2
Колич. выводков	33	18	41	25	28	12
Колич. волчат в них	203	128	251	184	153	93
Средние размеры выводка	6,15	7,11	6,12	7,36	5,46	7,75
Колич. самцов, %	50,75	50,0	51,28	49,14	54,10	52,69
Средние размеры выводка волчат старше 1 мес.	5,00		4,19		3,75	
Колич. самцов среди волчат старше 1 мес., %	52,11		57,63		56,60	

Показатель	1958 г.		1959 г.		Итого	
	1	2	1	2	1	2
Колич. выводков	25	15	21	13	148	83
Колич. волчат в них	160	121	136	90	903	616
Средние размеры выводка	6,40	8,06	6,47	6,92	6,10	7,42
Колич. самцов, %	50,00	51,24	47,01	42,22	50,74	49,26±2,03
Средние размеры выводка волчат старше 1 мес.	3,90		5,75		4,41	
Колич. самцов среди волчат старше 1 мес., %	46,16		65,79		55,51±3,30 (без 1958 г.)	

* 1 — общее количество выводков; 2 — выводки волчат возрастом до 1 мес.

три — шесть щенков (в среднем 5,2), но из-за отсутствия статистической ошибки невозможно выявить существенность различий между 50—70-ми годами.

Следует указать, что в 70-е годы выводки из восьми волчат и более были обнаружены лишь в одном из восьми районов Горного Алтая — Шебалинском, являющимся местом массовых зимовок косули, которая концентрируется здесь из предгорных, а возможно, и равнинных угодий края. Вслед за косулей на зимовках наблюдается появление волков или увеличение их количества [1, 18].

Заметим, что достоверные различия между средними размерами выводков в горах и на равнине обусловлены лишь большей или меньшей долей самцов в них. Количество новорожденных самочек на одну щенную волчицу оказалось повсеместно одинаковым (3,4). На равнине и в предгорьях наблюдались периодические колебания полового соотношения у волчат. Если

в 1968—1972 гг. самочек было 41,9±4,1 %, то в 1973—1977 гг. в среднем 53,8±2,5 %. Первый период — минимальная численность волка и начало восстановления поголовья, второй — сравнительно быстрое увеличение численности. В третьем (1978—1979 гг.) численность стабилизировалась и начала сокращаться, возможно в результате промысла. Доля самок в выводках вновь уменьшилась до 46,8±3,3 %. Поголовье лосей, маралов и косуль — основных источников пищи волка — с 1969 г. непрерывно увеличивалось.

Соотношение полов у волчат возрастом до 1 мес. в выводках из Курганской области в 50-е годы было близким 1:1. Однако смертность самочек была выше, и к возрасту 1,5—2 мес. половое соотношение менялось в пользу самцов — до 55,51±3,30. Различие по t-критерию составляло 1,61. Возможно, щенятам-самцам как более крупным и сильным удавалось лучше питаться и выживать при дефиците корма.

В 1955—1958 гг. плодовитость волчиц увеличилась с 7,11±0,36 до 8,06±0,25 щенка (в выводках возрастом до 1 мес.) при средней для периода 7,51±0,23 (табл. 2). В 1959 г. произошло сокращение числа щенков в выводках возрастом до 1 мес. (6,92±0,45). Аналогичное явление наблюдалось и в Новосибирской обл. В 1956—1960 гг. средние размеры выводков составляли соответственно: 6,33±0,31; 7,23±0,37; 7,07±0,26; 6,84±0,38; 6,25±0,42 (расчеты по материалам В. В. Козлова [10]).

Механизмы этих изменений не ясны. Известно, что в 1955—1956 гг. наблюдалось увеличение добычи (и, пожалуй, численности) волков по Курганской обл. в среднем на 19,8 %. По Новосибирской обл. скачок добычи с 423 до 603 произошел в 1954 г. За 1954—1956 гг. добыто волков на 13,8 больше, чем в 1951—1953 гг. Затем добыча повсеместно снизилась. Синхронный подъем заготовок шкур был характерен в целом для РСФСР, где с 1955 г. размеры вознаграждений за добычу волков увеличены на 66,6 % [3], а также в Казахстане, где вознаграждения не менялись, но добыча увеличилась в 1955—1957 гг. по сравнению с 1952—1954 гг. в 1,5 раза, в том числе по Северному Казахстану — в 1,7 раза. На юге Западной Сибири и в прилегающем Казахстане в эти годы происходило стремительное освоение целинных и залежных земель, что существенно ухудшило кормовые и защитно-гнездовые условия существования волка и способствовало его более успешному истреблению.

Засушливое лето приводит в Казахстане к массовой гибели волчат [9]. Возможно, это характерно для полупустынной и пустынной зон с ограниченным количеством водоемов. В соседней Курганской области в засушливом 1955 г. выводки волчат старше месяца были самыми многочисленными. Среди волков, добытых в Казахстане зимой 1956—1957 гг. (по устным данным В. С. Смирнова), прибылые составили 51,9±4,8 % при

средней по стране величине 44,9±2,2 %, т. е. имел место большой прирост поголовья. Поэтому высокая добыча волков после 1955 г. в Казахстане и в прилегающей части Западной Сибири есть следствие продолжавшегося роста плодовитости и численности. Вероятно, популяция за счет увеличения рождаемости молодняка стремилась поддерживать численность.

В анкетах по Курганской обл. не указано, добыт ли выводок волчат полностью или частично. Можно предполагать, что из-за неполного изъятия щенков средние размеры выводков возрастом до 1 мес. (7,42±0,20) занижены незначительно, а выводков старше 1 мес. не отражают реального количества из-за возрастающей подвижности волчат и более успешного их затаивания. Однако материалы табл. 2 позволяют сделать предположение о наличии обратной зависимости между размерами выводков и выживаемостью молодняка. Если это так, то рост плодовитости в 50-е годы, сопровождавшийся увеличением смертности молодняка, экологически нерационален.

Сроки щенения волчиц и гона соответственно в горах и на равнине различаются. Расчеты этого показателя произведены по методике, описанной Г. Коли [11]. Во избежание значительной ошибки в определении возраста у добытых волчат, неуклонно возрастающей в связи с его увеличением, брали во внимание лишь 87 выводков не старше 20 дней по равнинно-предгорной зоне с количеством волчат 638, для Горного Алтая — 17 и 107 соответственно из 30 обследованных выводков. В равнинно-предгорных угодьях средняя дата щенения пришлась на 26 апреля (±0,29 дня), а для Горного Алтая — на 18 апреля (±0,77 дня). Различие достоверно ($t=9,6$). Максимумы щенений приходятся соответственно на пятидневки — 16—20 апреля и 21—25 апреля, лимиты — на первую пятидневку апреля — первую пятидневку мая и соответственно первую пятидневку апреля — 16—20 мая, т. е. в равнинно-предгорных угодьях гон и деторождение более растянуты и составляют около 1,5 мес.

В Курганской области средняя дата щенения в 1955—1958 гг. пришлась на 28 апреля (±0,37), в том числе в 1957—1958 гг.— на 27 апреля (±0,6); в 1959 г.— на 3 мая (±0,72). Различие между 1959 г. и 1955—1958 гг. достоверно ($t=6,17$), т. е. уменьшение плодовитости в 1959 г. совпало с более поздним щенением. Лимиты — первая пятидневка апреля — 11—15 мая, максимум щенения — 1—5 мая.

Считается, что старые волчицы начинают гон примерно на две-три недели раньше молодых, плодовитость которых к тому же ниже (обычно три — пять волчат) [12]. И. Г. Гурский [7] пришел к аналогичным выводам. Он пишет также, что у волчиц старше 9 лет плодовитость вновь уменьшается, но в природе до начала снижения величины выводка волчицы, как правило, не доживают.

Действительно, у самок равнинно-предгорной зоны с количе-

ством волчат не более пяти щенение происходит на 4 дня позднее средней для зоны даты — 30 апреля ($t=3,88$). Это позволяет предполагать, что они размножаются впервые. Но встречаются волчицы старшего возраста, выводки которых состоят из пяти и менее волчат. Нам известно шесть случаев, когда приплод одних и тех же волчиц изымался несколько лет подряд. Число щенков у них было 8, 5 и 4; 8, 6 и 10; 4 и 6; 6, 11 и 7; 8, 7, 7 и 7; 6, 6 и 9. Надо полагать, в первый год наблюдений лишь часть из этих волчиц размножалась впервые. В среднем у них пришлось по 6,3 щенка, на следующий год — 7,0, а на третий год — 7,4, т. е. с увеличением среднего возраста увеличивалась и средняя величина выводка.

На разных этапах восстановления численности и ареала хищника в 70-е годы количество самок, имевших до пяти волчат, колебалось без определенной закономерности. В 1968—1974 гг. малоплодных волчиц было 21,2±7,1 %, в 1975—1979 гг.— 24,7±4,7 %. Если исходить из этого показателя и полагать, что малоплодные самки в основном молодые, то среди размножающихся самок 70—85 % были средневозрастные, ранее имевшие приплод.

Средние размеры выводков на равнине и по предгорьям в возрасте до 20 дней составили 7,33±0,25, старше 20 дней до 1—1,5 мес.— 6,51±0,29, т. е. гибель волчат за первый месяц жизни определена в 6—16 %, или в среднем 11 %; в Горном Алтае соответственно 6,29±0,39 и 5,23±0,39, отход молодняка в пределах 8—25 %, или в среднем примерно 16 %. Выводки теряли за этот период соответственно в среднем 0,82 и 1,06 волчат.

На равнине волчата нередко гибнут от весенних пожаров-палов. Замечено также, что в больших выводках щенки упитаны слабо, а поэтому возможна их повышенная смертность от истощения, а также от инвазионных и инфекционных заболеваний. В Миннесоте из-за плохого питания гибель волчат достигала 30 % от всей смертности [23].

Некоторое представление о кормообеспеченности размножающихся волчьих семей дает площадь летних охотничьих участков. Она определена по расстояниям, на которые уходят волки-самцы от логова (маршруты самцов относительно прямолинейны). В Алтайском крае они были следующими (1978—1979 гг.):

Расстояние, км	n	Примерная площадь участка, км²
5—7	5	8—16
8—10	7	20—32
11—13	6	37—54
14—16	12	61—81
17—19	5	90—114
20—22	3	125—152
23—25	3	166—200

Наиболее часто встречаются охотничьи участки площадью 60—80 тыс. га. Зависимости размеров участков от обилия корма или количества волчат в выводках не выявлено. В одних и тех же лесных массивах одни и те же корреспонденты для разных семей указывают различные радиусы удалений самцов от логова.

Самки удаляются от логова на меньшее расстояние, чем самцы:

Расстояние, км	n	Возраст волчат, дни
до 2	5	7—15
до 4	13	5—45
до 6	7	5—60
до 8	7	17—60
до 10	2	10—20
до 22	1	30

Если для самцов средний квадратический радиус удаления составил 15,6 км, то для самок 5,5 км, т. е. почти в три раза меньше. Около 80 % самок уходили от логова не далее 6 км. Максимальное расстояние, на которое удалилась одна волчица, составило 22 км. Иногда, когда волчата подрастают, волчицы охотятся вместе с самцами.

Известная особенность поведения волков — не убивать животных вблизи логова — нередко нарушается. Нам известны случаи, когда в 100—150 м от логова волки зарезали лося, в 2,5 км — лосиху, в 3 км — лошадь, в 4 км от логова с крупными уже волчатами — жеребенка, в 5 км — теленка. В Курганской обл. в 4 км от логова волки зарезали трех телят, в 3 км — овцу. Этот ряд наблюдений можно продолжить, но подобные случаи составляют около 3,6 % от общего числа анкетных данных. Тем не менее в Курганской обл. за 50-е годы обнаружено 61 логово, а на удалении не более 5 км, иногда и вплотную, благополучно выпасали скот. Скорее, нападения волков на домашних животных вблизи логова являются исключением, а не стереотипом поведения. Однако эти факты не позволяют уменьшать площадь охотничьих участков матерых с выводками за счет исключения из таковой круга вблизи логова, где, как предполагалось, взрослые волки не охотятся.

Охотничьи участки семей нередко накладываются друг на друга. В таких местах возможны взаимные проникновения самцов на территорию соседней семьи.

В Сростском бору между пос. Волчихой и с. Ново-Егорьевкой на площади 226 тыс. га в отдельные годы разоряется по пять волчьих выводков, а общее количество загнездившихся волчиц достигает шести, т. е. средняя площадь охотничьего участка составляет 38—45 тыс. га. Хотя именно здесь площадь охотничьего участка, рассчитанная по расстоянию удаления самцов от логова, колебалась от 20 до 166 тыс. га, при средней площади

89 тыс. га ($n=10$). Одна из причин ошибок при расчете площади участков — их овальная или вытянутая форма. В соседнем Угловском районе, где копытных меньше, в последние годы бывает два — четыре выводка. На каждый выводок приходится по 53—107 тыс. га лесных угодий. В западном и северо-восточном участках Каменского района имеется два обособленных бора, общей площадью 49 тыс. га. В отдельные годы волки выводили здесь молодняк. Средняя площадь охотничьих участков выводков составила примерно по 25 тыс. га.

В Среднеобском бору расстояние между разоренными в один год тремя логовами, располагавшимися треугольником, было 18, 20 и 24 км, в Верхнеобском бору между двумя логовами — 15 км. Весной 1980 г. в предгорьях северо-западного Алтая было обнаружено семь логовов. Расстояние между смежными не превышало 16 км.

В Горном Алтае волки-самцы значительно дальше удаляются от логова в безлесных верховьях р. Аргута, а в таежных угодьях (район Эдигана) — на 5—10 км. Известно, что в 8 км от логова волк с волчицей задавили жеребенка (5 июля 1979 г., район с. Талда). А. А. Слудский [9] писал, что на Алтае волки уходили за добычей на 12—25 км от логова (май 1942 г.).

Как показано выше, число волчат в выводке уменьшается в первые месяцы их жизни. Гибель может наступить из-за отсутствия воды или других причин. В последние годы повсеместно наблюдается высокая плотность населения иксодовых клещей, которые также могут быть причиной смертности волчат, поскольку наблюдается падеж зайцев и зайчат от заседания клещами.

В связи с обширными весенне-летними аграрными и лесохозяйственными работами имеет место отход молодняка как в результате случайных находок людьми логовов и попутного уничтожения волчат, так и при перетаскивании (переводе) волчат из мест, где зверей потревожили. Возрастание действия этого фактора заметно в горах, где поголовье выпасаемого скота существенно возросло и под пастбища и стоянки скота используются все новые и отдаленные угодья. Например, в 1979 г. по Горно-Алтайской автономной области добыт 171 волк, в том числе 110 волчат, хотя ранее считалось, что находки логовов в горах — редкость [20]. В то же время обилие молодняка в добыче за 1979 г. есть также следствие активной работы по привлечению пастухов и других животноводов к разорению логовов.

В условиях Алтайского края ведущим фактором смертности волчат в возрасте до полутора месяцев является промысел. В общей годовой добыче волчата составляют половину.

Как правило, волки проявляют агрессивность к собакам и специально охотятся за ними, совершая при этом дерзкие набеги в населенные пункты [12, 17 и др.]. Но при низкой численности в разреженных промыслом популяциях неоднократно на-

Таблица 3

Место расположения логовов и щенения волчиц (Курганская обл., 1955—1959 гг.)

Место	n	Расстояние до логова, км	n
Расположения логова (тип угодий)		До водопоев	
Лес	48 (46,6)*	До 0,05	36 (37,1)
Колок	7 (6,8)	0,06—0,2	29 (29,8)
Поле	22 (21,4)	0,3—0,5	12 (12,4)
Болото	23 (22,3)	0,6—1,0	12 (12,4)
Остров	3 (2,9)	1,1—1,5	3 (3,1)
		1,6—2,0	3 (3,1)
		2,1—5,0	2 (2,1)
Итого	103 (100,0)	Итого	97 (100,0)
Щенения		До выпасаемого скота	
Нора	67 (60,9)	До 0,5	24 (35,8)
Стог, скирда	7 (6,4)	0,6—1,0	9 (13,4)
Дрова, хворост	4 (3,6)	2,0—3,0	20 (29,9)
Открыто в яме	9 (8,2)	4,0—5,0	8 (11,9)
В кустах	21 (19,1)	6,0 и более	6 (9,0)
Остатки	2 (1,8)		
Итого	110 (100,0)	Итого	67 (100,0)

* В скобках — n, %.

блюдались случаи дружелюбных отношений волков с собаками, а также скрещиваний с ними зверей обоего пола и совместного выкармливания молодняка [5, 6, 7, 14, 15, 16, 19]. Девять подобных случаев зарегистрировано и в Алтайском крае. Причем инициатива установления контактов с собаками во всех случаях принадлежала одиноким волчицам [4]. Среди 230 волчьих шкур, заготовленных в 1980 г., семь оказались с явными признаками собак. Аналогичные факты известны и в Кемеровской обл.

В период, вероятно, наименьшей численности волка на Алтае и юге Западной Сибири известные случаи добычи гибридного потомства составили менее 3 % от числа разоренных за этот период волчьих выводков, но значение явления для сохранения популяции, несомненно, более существенно. Гибридизация с собаками — экологический резерв вида в поддержании численности.

Обобщенные сведения о расположении логовов в Курганской обл. и в Алтайском крае даны в табл. 3.

В 70-е годы волчицы щенились значительно дальше от населенных пунктов, чем прежде. Если в 50-е годы в лесостепи Сибири (Красноярский край [10]; Курганская обл.) половина логовов находилась от таковых не далее 5 км, то в последнее

время лишь 15,3 %. Эти изменения произошли как под воздействием усилившегося промысла (успешнее размножались волки, селившиеся в отдаленных угодьях), так и в связи с возросшим поголовьем копытных зверей, обеспечивших благополучное существование хищника независимо от домашних животных.

Отмечая указанную тенденцию в размещении логовов, следует заметить, что в ее проявлении в Алтайском крае, например, наблюдаются зональные и территориальные особенности. Наиболее ярко процесс «отдаления» проявился в прилегающих к Казахстану районах равнины, менее ярко — в Приобье и Причумышье и слабее — в предгорьях и горах Алтая, где процент волчьих гнезд, обнаруженных в радиусе до 5 км, составил 33 %. В среднем по краю эта величина равна 22,6 % (по 146 выводкам). Очевидно, из-за сложного рельефа в горах даже близлежащие к селам урочища часто труднодоступны, мало посещаются людьми и богаты животными кормами.

Проявление «отдаления» в некоторой мере усиливается из-за сокращения количества сел и деревень, поскольку среднее расстояние между ними на равнине и в предгорьях Алтая в 50-е годы было 8 км, в 70-е — около 13 км. В Горно-Алтайской автономной обл. села расположены значительно реже, более неравномерно и приурочены к речным долинам. Поэтому как в 50-е, так и в 70-е годы имелось достаточно много мест (большей частью лесных), удаленных от человеческого жилья на 5 км и более. На близость дорог волки не обращают внимания.

На предалтайской равнине с лесистостью 21 % логова устраиваются преимущественно в лесу (63,5 %), т. е. лес заселяется в 6,5 раза интенсивнее, чем другие биотопы. В березово-осиновых колках — 19,8 % логовищ. Относительно часто селятся они по балкам (9,3 %), реже — на полях, в скирдах старой соломы. В Курганской обл. с лесистостью 25 % в лесу обнаружено 53 % логовищ, по 21—22 % на полях и в болотах, 3 % — на островах, лес заселен интенсивнее в 3,4 раза в сравнении с прочими биотопами. Очевидно, в Алтайском крае леса более привлекательны для устройства логова, нежели в Курганской обл.

В горах Алтая приуроченность логовов к лесу менее заметна (34 % находок). Видимо, большая лесистость области затрудняет поиски логовов и существенно влияет на истинное соотношение в размещении выводков.

Повсеместно волчицы предпочитают щениться в укрытиях, в том числе в норах — 60—80 %. В горах вместо нор нередко используются пещеры — 5 %. На равнине волчицы иногда делают неглубокие подкопы в склонах ям, в том числе силосных и старых куреней для выжигания древесного угля. Иногда они устраиваются под корнями или стволами деревьев-ветровалов — 7 %, в кустах или под ними — 8—19 %, редко под растущими деревьями и иногда в заброшенных землянках.

Предпочитаемость в заселении волками нор тех или иных животных зависит от нескольких факторов. Например, сурок не встречается на равнинах левобережья р. Оби. Восточнее Оби он занимает менее 15 % общей территории, и лишь на Алтае и в предгорьях ареал сурка охватывает около половины территории. Поэтому волчицы селятся в сурчинах лишь в горах и предгорьях — 23 % находок, а в целом по краю — 8,4 %.

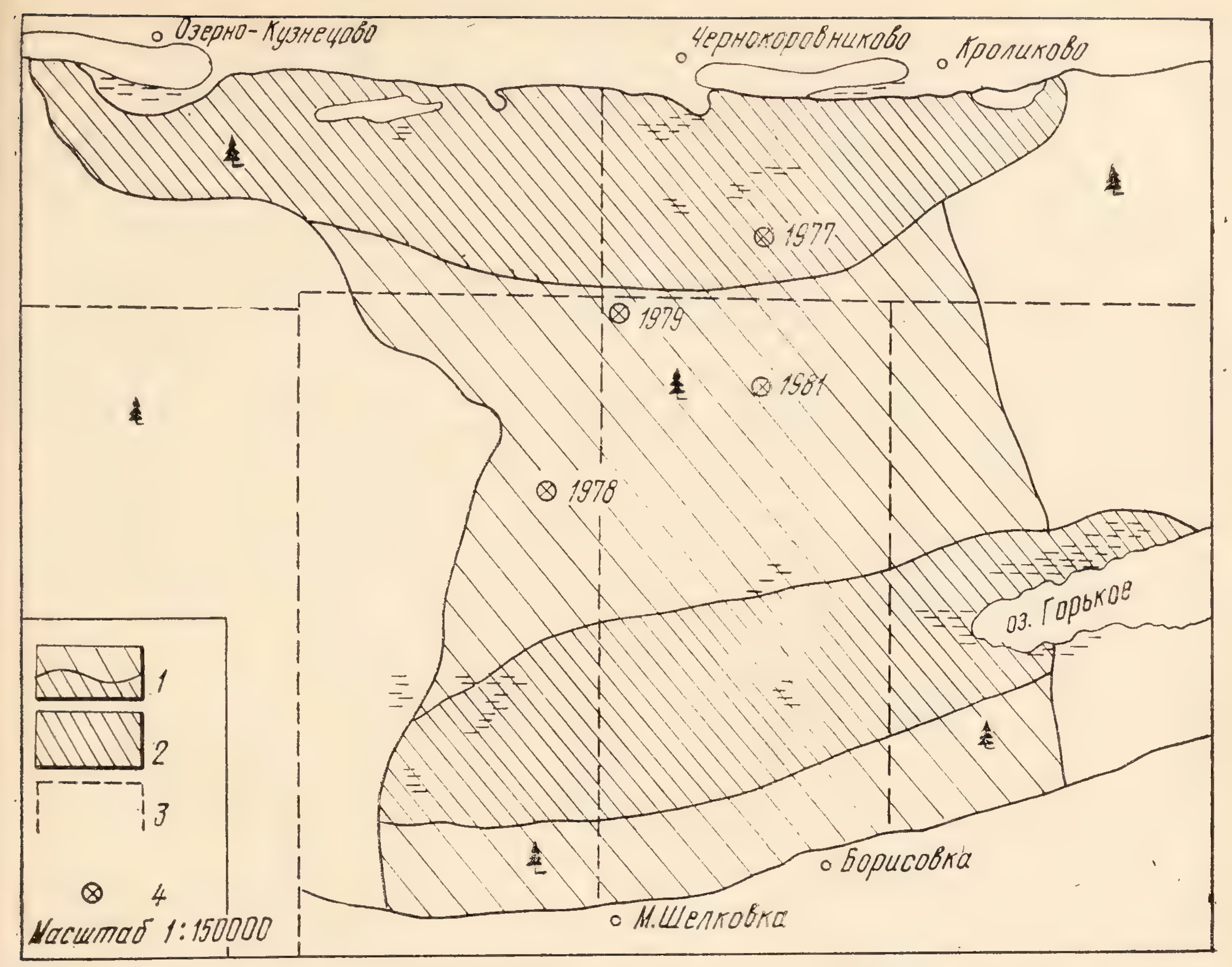
Барсук наиболее широко распространен в современных стациях волка. Помимо общности заселенных площадей, у этих видов совпадают и некоторые важнейшие требования к местам обитания (малая посещаемость людьми, благоприятные условия для норения, близость воды). Волчицы щенятся как во временных, так и в основных норах барсука. Обилие отнорков в последних полезно для сохранения волчат, так как по этой причине охотники не всегда могут полностью добыть выводок.

В сухих борах запада края плотность поселений барсука едва достигает одного поселения на 10 тыс. га. В Приобье, Причумышье, в горах и предгорьях поселения встречаются в несколько раз чаще. Однако частота устройства логовов в барсучьих норах меняется лишь в пределах 58—69 %. В горах барсуки держатся не выше 1200 м [13]. Это обстоятельство существенно снижает вероятность заселения волчицами их нор, так как волки нередко селятся выше.

Норы лисицы часто располагаются на безлесных участках [12], возможно, поэтому они менее привлекательны для волков, и лишь 12,7 % выводков в крае располагались в лисьих норах.

В целом по краю 72 % логовищ находились не далее 500 м от водных источников. На равнине же, прилегающей к Казахстану, 14 выводков (40 %) находились от ближайшего водоема далее 3 км, в том числе два — в 8 км. На хребтах западного и северного Алтая густота речной сети доходит до 0,7 км на 1 км^2 (Суслов, 1947; Давыдов, 1955, цит. по [23]), поэтому большие удаления логова от водоема здесь невозможны. И все-таки даже в горах встречались выводки, державшиеся в 3—4 км от ручья или озера. То же наблюдается и в Курганской обл., богатой озерами и болотами, где лишь 5 % логовищ удалены на 1,6—5 км от воды. Иногда вблизи логова в понижениях и болотах волки и волчата роют «копанки», где утоляют жажду.

Обычно логова расположены одно от другого на значительных расстояниях. Но бывают исключения. В 1972 г. охотовед Н. Соснин разорил логово с шестью волчатами, устроенное в барсучьей норе. Второе логово обнаружили позднее в 3 км, тоже в барсучьем поселении. Охотовед Чумадевский находил два логова в 2 км одно от другого. 17 июня 1980 г. в Залесовском районе А. Н. Кузнецов добыл в одном логове 15 волчат, из которых 10 были по размерам примерно полуторамесячные, остальные пять — меньших размеров, месячные. Крупные были светлее по окраске. В 1977 г. в Краснощековском районе



Охотничий участок размножающейся пары волков. Волчицы ежегодно новые. *1* — общая территория охотничьего участка, *2* — основные районы летних охот, *3* — границы лесничеств, *4* — логова и годы их находок.

А. Т. Кузнецов добыл семь волчат темной масти месячного возраста и двух более светлых возрастом 15 дней. В 5—7 м от норы в кустах акации найдено еще три волчонка, сходных по размеру и окраске с первыми двумя. У некоторых волчат меньшего размера были светлые пятна на груди и животе. Скорее, это были щенки собаки.

Волки — не строгие моногамы. Известен случай сожительства одного самца с двумя щенными самками, устроившими логова в пределах 1 км [1]. О размножении двух волчиц в одной стае упоминается в [13, 23]. Нами 15 марта 1978 г. из стаи в девять волков отстреляно восемь, в том числе пять самок, две из которых были с эмбрионами (шесть-семь эмбрионов) и одна в предтечковом состоянии. Из трех самцов два были прибылые и один матерый, пяти лет.

Известны случаи, когда волчицы несколько лет подряд щенились в одной норе. Такой гнездовой консерватизм свойствен и самцам. В Кулундинском бору волк трижды лишался волчиц, отстреливаемых весной на логовах, и вновь приводил на свой участок другую самку, которая щенилась в квартале леса, ближайшем к прежнему логову. В Кытмановском районе в 1978 г.

была добыта очень старая волчица с 10 волчатами. Самец привел на свой участок новую самку, которая в 1979 и 1980 гг. занимала нору предшественницы и ощенилась 9 и 10 волчатами. По-видимому, в стаях или волчьих парах лидером могут быть как самки, так и самцы.

Логово в Столбовском лесничестве под корнями сосны-ветровала было известно нам с 1971 г. Тогда здесь добыли выводок волчат. Волчица вместе со стаей была отравлена следующей зимой, и ее потомства в живых, пожалуй, не осталось. Через 8 лет охотовед Н. Рудаков вновь обнаружил здесь выводок из семи волчат. Повторное заселение логова можно объяснить оптимальностью его расположения.

На рисунке показано расположение логовов в Ракитовском бору, где мы проводили наблюдения в течение 5 лет. Самец был один, а самки ежегодно отстреливались при разорении логова.

Нередко после разорения логова и ранения волчица устраивает логово в другом месте. В Быстроистокском районе охотовед Н. Соснин обнаружил, что волчица с характерным отпечатком следа (без одного пальца на задней ноге) на следующий год устроила логово в 40 км от предыдущего. Охотовед П. Рябинский нашел новое логово в 8 км от предыдущего, разоренного им прежде. Известна волчица из Панкрушинского района, устроившая логово в 6 км от прежнего.

Выводы

Плодовитость волчиц в равнинной и предгорной частях Алтайского края в среднем выше, чем в Горном Алтае,— соответственно 7 и 5, 8 щенков на размножающуюся самку. Изменение средней плодовитости по годам сопровождается изменением доли поздних щенений, что может быть результатом изменения доли молодых волчиц в популяции.

В первые два месяца жизни погибает в среднем 6—16 % щенков. Они погибают от пожаров, отсутствия воды и других причин.

При низкой численности волка в начале периода исследований логова встречались нередко вблизи от населенных пунктов, а по мере усиления борьбы с волком и возрастания численности диких копытных они стали устраиваться на большем удалении. Отмечено предпочтение лесных угодий для устройства логовищ: встречаемость их в лесных участках Курганской области и равнинной части Алтайского края в три-пять раз выше в сравнении с открытыми биотопами.

У волков четко проявляется гнездовой консерватизм, не нарушаемый даже ежегодным изъятием волчат и отстрелом одного из родителей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бондарев А. Я. Особенности размножения волков Алтайского края.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования млекопитающих. М., 1979, с. 89—90.

2. Бондарев А. Я. Численность, размещение и стадность косули в Алтайском крае.— В кн.: Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979, с. 119—121.

3. Бондарев А. Я. Влияние материального стимулирования на интенсивность добычи волков в РСФСР.— В кн.: Научно-организационные и прикладные вопросы охраны окружающей среды в Алтайском крае. Барнаул, 1980, с. 115—116.

4. Бондарев А. Я. О гибридизации волков с собаками в Алтайском крае.— В кн.: Охрана и рациональное использование природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1981, с. 52—54.

5. Гурский И. Г. Волк юга европейской части СССР (опыт эколого-морфологического изучения популяции): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1969.

6. Гурский И. Г. Гибридизация с собакой в природе.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 1, с. 131—136.

7. Гурский И. Г. Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение).— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 29—38.

8. Дулькейт Г. Д. Охотничья фауна, вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий алтайско-саянской горной тайги.— Труды гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1964, вып. 4, с. 353.

9. Звери Казахстана/А. В. Афанасьев, В. С. Бажанов, И. Н. Корелов, А. А. Слудский, Е. И. Страутман. Алма-Ата, 1953. 536 с.

10. Козлов В. В. Волки лесостепи Сибири и их истребление. Красноярск, 1966. 128 с.

11. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

12. Млекопитающие Советского Союза, т. 1, ч. 1. Морские коровы и хищные/Под ред. В. Г. Гептнера и Н. П. Наумова. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.

13. Разумовский Б. И. Охота на волков. М.: Физкультура и спорт, 1981. 64 с.

14. Рябов Л. С. Волко-собачьи гибриды Воронежской области.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1973, т. 78, вып. 6.

15. Рябов Л. С. Новые данные о волках и их гибридах с собаками в Воронежской области.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 39—45.

16. Рябов Л. С. Волко-собачьи гибриды.— Охота и охотничье хозяйство, 1980, № 3, с. 22—23.

17. Сабанеев Л. П. Волк. М.: Природа, 1877, кн. 2, с. 227—331.

18. Савинов В. Н. Охотничьи угодья Алтайского края. Барнаул, 1961, с. 96.

19. Словцов И. Я. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии. М., 1892. 78 с.

20. Собанский Г., Сопин Л., Макаров О. Волк на Алтае.— Охота и охотничье хозяйство, 1976, № 5, с. 12—14.

21. Сурки. Биоценотическое и практическое значение/Под ред. Р. П. Зиминой, Ю. А. Исакова. М.: Наука, 1980. 221 с.

22. Терновский Д. В. Биология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.

23. Packard J. M., Mech L. D. Population regulation in Wolves.— Biosocial mechanisms of Population Regulation. New Haven; London, 1980, p. 135—150.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

С. Е. РАМЕНСКИЙ, И. Г. ГУРСКИЙ, М. П. ПАВЛОВ

УВЕЛИЧЕНИЕ РАЗМЕРОВ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ВОЛКОВ В XX ВЕКЕ

Увеличение размеров черепа волка в течение многих поколений на одной территории может рассматриваться как проявление хронологической изменчивости однонаправленного характера. Анализ изменений дает сведения о процессах микроэволюции в ее морфологическом выражении. Эти вопросы относятся к важной области популяционно-морфологических исследований, являются перспективными и мало изученными [14—17, 25].

Использованные черепа волков Украины и Молдавии хранятся в музеях Зоологического института АН УССР, Одесского, Киевского, Московского университетов. Изучена также коллекция волков Кировской обл., находящаяся во ВНИИОЗ (г. Киров), частично собранная Б. Д. Злобиным.

Возраст волков определен в лаборатории количественной экологии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР по относительной ширине канала корня клыка [22, 23] и по методике Клевезаль [8]. В работе приняли активное участие В. С. Смирнов и Д. И. Бибиков. Были изучены значения кондилобазальной длины черепа 102 волков Украины и Молдавии, которые родились в 1920—1976 гг. Изменения волков Кировской обл. описаны по кондилобазальной длине 24 черепов и длине нижней челюсти у 31 зверя, родившегося в 1948—1977 гг. Измерения всех волчьих черепов осуществлены С. Е. Раменским штангенциркулем с точностью 0,05 мм.

Самцы и самки рассматривались отдельно. Волки северных и восточных областей Украины крупнее зверей, обитающих в юго-западных районах республики и в Молдавии [4]. К тому же эти два района разделены территорией, где обитает (и добывается) сравнительно небольшое количество волков [4, 24]. Поэтому при обработке данных сборов учитывалось место добычи. Возможными географическими различиями волков Кировской обл. мы пренебрегли, считая, что они не могут быть значительными на сравнительно небольшой и примерно однородной территории, на которой добывались звери. Из-за интенсивного роста возраст прибылых волков определяли по месяцам их добычи. Кроме того, мы учитывали, что на размерах черепа может

отразиться избирательное изъятие крупных либо мелких зверей в результате промысла. Это может привести к изменению средних размеров. Например, попадание в промысел вначале более крупных особей было обнаружено у горностая [9] и куницы [7]. Поэтому отдельно рассматривали возрастные группы 1+, 2+ лет и т. д.

Сравнение средних величин кондилобазальной длины черепа волков старше года и добытых на территории Украины и Молдавии, позволило предположить, что вне зависимости от фазы численности зверей их размеры с годами достаточно монотонно увеличиваются. В качестве примера приведем табл. 1, в которой описана самая большая выборка из рассмотренных. Можно допустить, что скорость увеличения черепа была достаточно велика, если процесс проявляется так явно, несмотря на малые выборки, индивидуальную и территориальную изменчивость. Но доказательство существования увеличения кондилобазальной длины черепов одновозрастных волков потребовало использования специальных приемов.

Доказательство увеличения размеров волков

В каждой однородной группе животных были подсчитаны значения коэффициента регрессии b уравнения $Y=a+bX$, где X — год рождения волка, а Y — кондилобазальная длина его черепа, мм. С точки зрения математической статистики мы имеем право это сделать, приняв математические допущения, изложенные в книге Е. М. Четыркина (1977, с. 65), как не противоречащие природе изучаемого процесса. Значения коэффициента регрессии однородных групп зверей Украины и Молдавии даны в табл. 2. Буквой n, как обычно, обозначаются объемы изучаемых выборок.

С какой-то погрешностью прибылые, добытые в один месяц, считаются одновозрастными. Скорее всего, сроки рождения щенков варьируют случайным образом, так что систематическая ошибка при таком сравнении маловероятна. Случайные отклонения при достаточно большом числе сравнений должны только ослаблять проявления постоянной закономерности, если она существует в природе. Такие же рассуждения верны и для оценки влияния возможных ошибок определения возраста некоторых взрослых волков.

Наименьшее число животных в группе — два. Результаты измерений волков, не образовавших половозрастной группы, учтены при определении значений коэффициента регресии для группы зверей «старше года» (см. табл. 2). Ввиду зависимости этих данных от нескольких предыдущих в оценках значимости и величины процесса такие «сборные» группы не участвуют.

Коэффициенты регрессии для каждой группы зверей обычно

Таблица 1

Изменения средних значений кондилобазальной длины черепа самцов волка старше года, добытых в северных и восточных областях Украины

Год рождения добытых волков	Численность волков	Колич. изученных черепов	Средние значения	Среднеквадратические отклонения
			мм	
1922—1927	Высокая	7	237,4	2,15
1933—1939	Убывающая	3	243,1	13,11
1942—1950	Высокая	9	243,3	7,27
1952—1959	Высокая, но убывающая	3	245,1	10,92

недостоверно отличаются от нуля. Имея достаточно большое число групп (и соответственно значений коэффициента b), можно определить реальность увеличения длины черепа через воспроизводимость этого эффекта. В табл. 2 коэффициент регрессии 21 раз имеет знак «плюс», 7 раз — знак «минус». Применение критерия знаков с оценкой относительного числа минусов [3] показало, что с вероятностью 0,99 можно говорить о существовании увеличения кондилобазальной длины во времени у одновозрастных волков.

Значения коэффициента регрессии кондилобазальной длины черепа и длины нижней челюсти на год рождения для волков Кировской обл. даны в табл. 3. Для оценки воспроизводимости эффекта был применен критерий знаков и парный критерий Вилкоксона. Последний учитывает величину отрицательных b в виде суммы их рангов для ряда всех значений коэффициента регрессии, взятых по абсолютной величине [3]. Согласно критерию знаков, только кондилобазальная длина черепа значимо увеличивается во времени ($P=0{,}95$). Парный критерий Вилкоксона, использующий дополнительные сведения, позволяет сделать вывод о существовании увеличения как кондилобазальной длины ($P>0{,}95$), так и длины нижней челюсти ($P=0{,}95$).

Обращает на себя внимание меньшая выраженность увеличения длины нижней челюсти. Прибавление животных, не образующих половозрастной группы, каждый раз понижало скорость изменения краниометрического признака, в отдельных случаях очень существенно. Например, среднее из значений коэффициента регрессии, подсчитанных для групп волков одного возраста, начиная с года, равно +2,66, а в строке «старше года» всего +0,11.

Объединение размеров черепов с учетом их групповой разницы, предложенное В. С. Смирновым (устное сообщение), служит основой для другого доказательства увеличения одновозрастных волков, может быть, даже более убедительного. Результаты изме-

Таблица 2

Значения коэффициента регрессии (*b*) одновозрастных волков Украины и Молдавии

Территория	Пол	Возраст		*b*, мм/год	*n*	Годы рождения
Одесская обл. и Молдавия	♂♂	0+	XI	−2,68	3	1964—1970
			XII	+0,74	3	1962—1976
			I	+0,35	6	1952—1966
			II	+0,18	7	1951—1970
			III	+0,22	2	1961—1964
		1+		+0,62	4	1951—1970
		2+		+1,14	3	1952—1973
		Старше года		+0,56	10	1946—1973
	♀♀	0+	X	+2,56	2	1965—1969
			I	+0,88	2	1952—1962
			II	−0,31	3	1964—1970
		1+		+0,08	4	1950—1963
		2+		+0,94	2	1953—1964
		5+		−3,02	2	1957—1961
		Старше года		−0,39	11	1948—1964
Ровенская, Киевская, Черниговская, Полтавская, Сумская, Харьковская и Ворошиловградская области	♂♂	0+	IX	−4,4	2	1950—1952
			X	−0,438	2	1923—1949
			II	+0,31	2	1928—1975
		1+		+0,15	7	1926—1956
		2+		+0,39	7	1926—1952
		4+		+0,85	4	1933—1959
		5+		−0,17	3	1922—1948
		Старше года		+0,26	22	1922—1959
	♀♀	0+	IX	+31,66	3	1948—1949
			XII	+0,11	3	1921—1953
			I	+0,22	2	1948—1965
			II	+0,13	4	1957—1976
		1+		−35	2	1927—1928
		2+		+0,12	4	1935—1964
		3+		+0,1	2	1972—1974
		8+		+0,02	2	1920—1945
		Старше года		+0,09	13	1920—1974

Примечание. Здесь и в табл. 3. *n* — объем изучаемой выборки; *b* — средняя величина изменения длины черепа одновозрастных зверей за 1 год; IX—XII, I—III — месяцы; (+) — возможное увеличение длины черепа, (—) — убывание.

Таблица 3

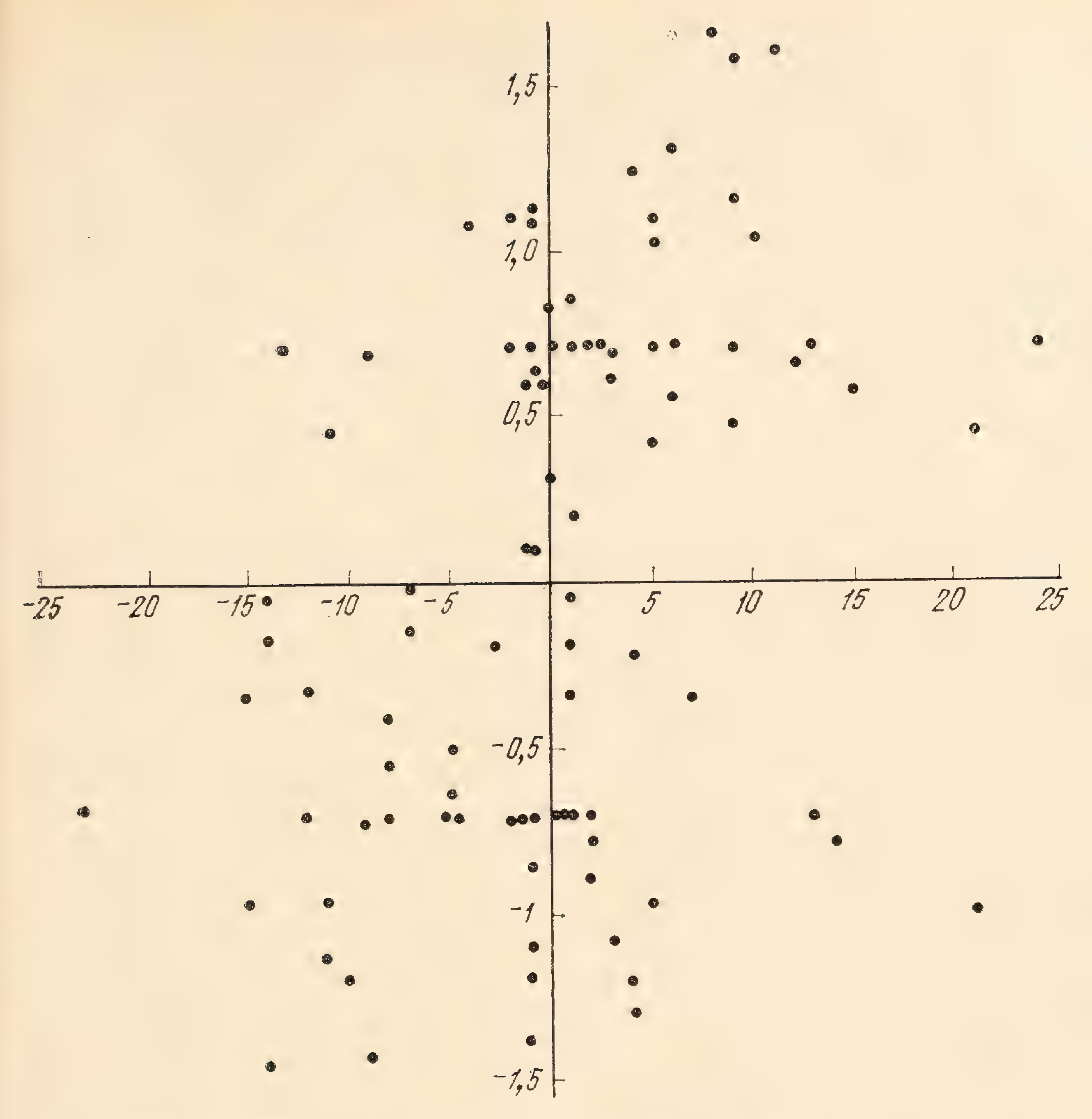
Значения коэффициента регрессии (b) одновозрастных волков Кировской обл.

Пол	Возраст, лет	b, мм/год	n	Годы
	Кондилобазальная длина			
♂♂	1+	+1,04	7	1962—1977
	2+	—0,92	2	1958—1964
	3+	+0,66	3	1963—1974
	4+	+9,9	2	1955—1956
	Старше года	+0,11	16	1955—1977
♂♀	0+ { VIII	+1,44	3	1964—1971
	IX	+1,72	2	1959—1967
	I	+1,62	2	1973—1977
	1+	+0,38	3	1948—1975
	Старше года	+0,005	5	1948—1975
	Длина нижней челюсти			
♂♀	1+	+0,9	8	1962—1977
	2+	—0,23	4	1958—1974
	3+	+0,33	3	1963—1974
	4+	+7,8	2	1955—1956
	Старше года	+0,04	19	1955—1977
♀♀	0+ { VIII	+1,07	4	1962—1971
	IX	+1,13	3	1959—1967
	I	+2,55	2	1973—1977
	1+	+0,27	3	1948—1975
	3+	—1,84	2	1971—1975
	Старше года	+0,16	6	1948—1975

рений одного и того же признака в однородных группах различаются средними значениями и вариабельностью; сами группы разнятся, в частности, средним временем рождения животных. Для того чтобы учесть эти различия, было проведено нормирование. Из каждого значения кондилобазальной длины Z_{ij} вычиталось среднее для j-й группы и делилось на соответствующее σ_j:

$$Y_{ij} = \frac{Z_{ij} - \overline{Z}_j}{\sigma_j}.$$

В результате средние значения Y всех эллипсов рассеивания, соответствующих однородным выборкам, оказались равными нулю. Преобразованные эллипсы расположились своими центрами на



Зависимость между годом рождения и кондилобазальной длиной черепа волков.

По оси абсцисс — преобразованный год рождения особи, по оси ординат — центрированная кондилобазальная длина ее черепа.

оси времени (абсцисс) с одинаковым среднеквадратичным отклонением, равным единице.

Кроме этого, из t_{ij}-года рождения особи вычитался средний год рождения j-й группы зверей:

$$X_{ij}=t_{ij}-\overline{t}_j.$$

Тем самым эллипсы рассеивания или, другими словами, годы во всех группах, были совмещены в одной нулевой точке — среднем годе рождения для каждой группы.

Примененные два преобразования позволили сделать сравнимыми и наложить друг на друга эллипсы рассеивания. Для волков Украины и Молдавии связь размера черепа с годом рождения зверя показана на рисунке. Каждая точка на нем есть преобразованное значение кондилобазальной длины черепа животного

с показанным в новом выражении годом рождения. Вытянутость эллипса рассеивания «направо — вверх» не вызывает сомнения. Коэффициент линейной корреляции $r_{xy} = +0,36$. Соответствующее значение $t = 3,666$ позволяет установить факт увеличения длины черепа с вероятностью большей 0,999. Коэффициент регрессии $+0,0356$ год$^{-1}$ указывает на то, что за каждый год череп увеличивается на $0,0356\sigma$.

Для того чтобы выразить скорость увеличения в мм/год, необходимо найти усредненную σ. Она подсчитывается как

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^{k} (n_j - 1) \cdot \sigma_j^2}{\sum_{j=1}^{k} n_j - k}},$$

где n_j — число особей в j-й группе, K — число однородных групп. Усредненная σ оказалась равной 8,0217 мм. Умножение найденного коэффициента регрессии на σ дает среднюю скорость увеличения кондилобазальной длины одновозрастных волков всех изученных возрастов 0,286 мм в год.

Аналогично было оценено изменение размеров черепа в Кировской обл. Связь преобразованной кондилобазальной длины со временем оценивается при помощи $r_{xy} = 0,658$ ($n = 24$). Поэтому с вероятностью большей 0,999 можно говорить о существовании увеличения этого размера у одновозрастных животных: $b = 0,09848$ год$^{-1}$; $\sigma = 7,3333$ мм. Зависимость длины нижней челюсти от года рождения зверя определяется $r_{xy} = 0,394$ ($n = 31$). Это дает основание с вероятностью большей 0,95 говорить о существовании связи: $b = 0,06379$ год$^{-1}$; $\sigma = 6,8$ мм. В результате таких расчетов оказалось, что кондилобазальная длина черепа одновозрастных волков Кировской обл. увеличивается на 0,72 мм в год, а длина нижней челюсти — на 0,43 мм.

Оценим, на какой территории кондилобазальная длина увеличивалась быстрее. Легко показать, что величины коэффициента регрессии и корреляции, вычисляемые по выборкам, зависят от пределов изменения величины переменной X, выбранной в качестве независимой. Чем меньше разница $X_{max} - X_{min}$, тем меньше значения указанных показателей связи. В обычных книгах по статистике эта зависимость не рассматривается, мы можем привести только статью Цутакавы и Хэвэта [29], которые при сравнении двух линий регрессии сочли необходимым учитывать величину интервала определения линий.

Несмотря на то, что волки в Кировской обл. собраны за срок почти вдвое меньше, чем на Украине и в Молдавии, значения r_{xy} и b у них выше. Отсюда приходим к заключению, что кондилобазальная длина увеличивалась в течение 29 лет в Кировской обл. с большей скоростью, чем на Украине и в Молда-

вии в течение 56 лет. Акцент на длительности сбора изученного материала сделан по следующей причине. Если скорость увеличения черепа на каждой из этих территорий была примерно постоянной как по знаку, так и по величине, то полученный результат означает, что на северо-востоке европейской части СССР кондилобазальная длина увеличивалась быстрее, чем на юго-западе. В противном случае небольшая скорость увеличения или даже уменьшения длины в начальный период могла бы существенно снизить сравнительно большую скорость последующего ее увеличения на Украине и в Молдавии.

Сразу для всех волков, образующих половозрастные группы зверей, добытых на Украине и в Молдавии, отдельно в Кировской обл., были определены средние значения кондилобазальной длины, а для последнего региона — средняя длина нижней челюсти. Разделив на эти величины соответствующие скорости увеличения черепных признаков и умножив частные на 100, мы получили относительные скорости изменения размеров черепов (в %). Кондилобазальная длина черепов волков на Украине и в Молдавии увеличивалась на 0,12 % в год. В Кировской обл. этот признак увеличивался почти в три раза быстрее — на 0,31 % в год, а длина нижней челюсти — на 0,24 % в год.

В процессе анализа у В. С. Смирнова возникло сомнение: может быть, не волки год от года становились крупнее, а просто в процессе длительного хранения костная ткань усыхала, теряя воду. Сразу оговоримся, что речь идет не о свежеочищенных черепах, а о тех, которые как минимум два года хранились в музее. Как ни маловероятно такое существенное усыхание, мы постарались проверить, есть ли оно. К счастью, среди измеренных нами в 1979 г. нашлись черепа, ранее измеренные О. О. Мигулиным [12] и С. И. Огневым [13]. Результаты этих измерений приведены в табл. 4 (номер в первом столбце таблицы соответствует порядковому номеру черепа в таблицах этих авторов). Расхождения в измерениях О. О. Мигулина и наших составили в среднем 0,67 мм. Наши измерения оказались меньше (недостоверно), что можно было бы трактовать и как уменьшение черепов в процессе хранения на 0,016 мм в год, если судить по кондилобазальной длине. Полученное выше увеличение черепов на 0,286÷0,334 мм в год дает основание говорить о процессе, идущем в 18—20 раз быстрее. У С. И. Огнева преобладают результаты меньшие, чем у нас. Разница в измерениях тоже недостоверна, но будь она реальной, следовало бы говорить уже об увеличении размеров черепов при хранении в музее. Скорее всего, различия вызваны индивидуальными особенностями способов измерений, которые проводились разными людьми. Поэтому гипотеза «усыхания костной ткани» не может объяснить увеличения размеров одновозрастных волков.

В. С. Смирновым была также высказана мысль о том, что волки могли бы становиться крупнее из-за иммиграции на эту

Таблица 4

Значения кондилобазальной длины одних и тех же черепов у разных авторов

№	Год добычи	Кондилобазальная длина, мм		Разница
		По О. О. Мигулину [12]	*Наши данные 1979 г.*	
3	1929	226	225,25	0,75
4	1929	237	238,9	—1,9
6	1928	228,5	227,45	1,05
7	1930	194	192,4	1,6
9	1929	189	189,1	—0,1
11	1929	243	241,55	1,45
14	1929	238	237,9	0,1
22	1929	245	243,85	1,15
23	1928	240	238,1	1,9
		По С. И. Огнёву [13]		
16	1926	249,2	249,2	0
17	1924	254	253,45	0,55
19	1921	229	227,5	1,5
20	1926	244	244,8	—0,8
21	1926	235,3	236,2	—0,9
22	1921	221	220,15	0,85
23	1915	245	246,35	—1,35
24	1915	239	240,55	—1,55
25	1915	239,5	245,05	—5,55

территорию более крупных «соплеменников» из соседних областей. Процесс увеличения черепа в различных половозрастных группах оканчивался в разные годы. Поэтому можно говорить о непрерывно происходившем укрупнении зверей, по крайней мере, в изученное время, а не только в последние годы. На территории Украины такой эффект могли бы давать более крупные особи из близлежащих и центральных областей РСФСР [4]. Но волки, живущие в лесах Кировской обл., относятся к числу самых крупных из обитающих в СССР. Непонятно, откуда туда могут мигрировать звери с еще большими размерами.

Таким образом, достаточно уверенно можно говорить, что сходный процесс укрупнения животных имеет место на таких различных по климатическим условиям территориях, как юго-запад и северо-восток европейской части СССР. Отсюда можно предполагать существование аналогичного феномена еще, по крайней мере, на некоторых территориях страны.

Результаты изучения ископаемого материала, описанные в работах [2, 5, 10], позволяют говорить о существовании и раньше интервалов времени, в которые происходило увеличение

размеров волка. Возможно, что изменение размеров этих зверей происходило с какой-то цикличностью.

Увеличение размеров волчьих черепов интересно сопоставить с правилом Копа. Оно говорит о существовании тенденции к увеличению размеров животных в ходе филогенеза (см., например [6, 18, 27, 28]). В своем обзоре Стенли [28] писал, что из-за многочисленных исключений эта концепция в качестве закона была отклонена большинством ученых. Тем не менее она рассматривается многими в качестве обоснованного эмпирического обобщения [28]. Для объяснения правила Копа было предложено много гипотез. Например, что для более совершенной высшей нервной деятельности требуется более крупный мозг, отсюда крупнее голова и возможное увеличение размеров тела. А. С. Рыковский [19, 20] пришел к выводу, что в последние годы на территориях активного уничтожения волков произошла своеобразная «этологическая акселерация» щенков (по выражению Д. И. Бибикова [1]). Прибылые раньше начинают кочевать вместе с родителями, меньшее время связаны с логовом. Возможно, что в будущем обнаружится связь между «этологической акселерацией» и «соматической», показанной нами.

В Кировской обл. увеличению размеров животных могли способствовать такие благоприятные кормовые условия, каких не было на протяжении веков [11]. Сходное положение с кормом и в некоторых других регионах страны. Здесь интересно привести следующее высказывание А. С. Северцева: «...Гигантизм (при эволюционном развитии — *С. Р.*) может возникнуть только при высокой обеспеченности кормом. На бедной или колеблющейся кормовой базе он не возможен» [21]. Существуют и другие причины, которые могли бы вызвать описанный нами феномен.

В заключение отметим, что в 1965 г. К. Паавер [15] писал о недостаточной разработанности методов изучения изменения морфологических признаков млекопитающих в послеледниковый период. Примененные в статье методы обработки статистического материала в какой-то степени призваны заполнить этот пробел.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бибиков Д. И. Волк и человек: состояние проблемы.— В кн:. Поведение волка. М., 1980, с. 30—59.

2. Верещагин Н. К., Громов И. М. Формирование териофауны СССР в четвертичном периоде.— В кн.: Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 32—45.

3. Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1973. 142 с.

4. Гурский И. Г. Волк юга европейской части СССР (опыт эколого-морфологического изучения популяций): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1969. 28 с.

5. Давид А. И. Териофауна плейстоцена Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1980. 187 с.

6. Депере Ш. Превращения животного мира. Петроград, 1915. 269 с.

7. Дубравина Н. Б. Использование объема мозговой коробки для оценки веса млекопитающих.— Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 101—109.

8. Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.

9. Копеин К. И. Соотношение возрастной и индивидуальной изменчивости у горностая.— В сб.: Вопросы популяционной экологии животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1969, с. 106—112.

10. Куртен Б. Трансберингийские популяции хищных в плейстоцене.— В кн.: Берингия в кайнозое: Материалы Всесоюзного симпозиума. Владивосток, 1976, с. 258—262.

11. Мантейфель Б. П., Бибиков Д. И., Овсянников Н. Г., Павлов М. П. Волк среди волков.— Знание — сила, 1980, № 8, с. 40—43.

12. Мигулін О. О. Звірі УРСР (Матеріали до фауни). Київ, 1938. 428 с.

13. Огнев С. И. Звери восточной Европы и северной Азии. М.; Л.: Госиздат, 1931, т. 2. 776 с.

14. Паавер К. Л. О морфогенезе видов млекопитающих в Прибалтике в связи с изменением экологических условий в послеледниковое время.— В кн.: Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим: Тезисы докл. М., 1961, ч. 1, с. 37—38.

15. Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965. 502 с.

16. Паавер К. Л. Об изучении микроэволюции млекопитающих на субфоссильном материале.— В кн.: Четвертая межвузовская зоогеографическая конференция: Тезисы докл. Одесса, 1966, с. 197—198.

17. Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 256 с.

18. Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.

19. Рыковский А. С. Волк — враг серьезный.— Охота и охотничье хозяйство, 1978, № 7, с. 8—9.

20. Рыковский А. С. Наблюдения за особенностями поведения волков в Белоруссии.— В кн.: Поведение волка. М., 1980, с. 103—110.

21. Северцев А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 319 с.

22. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале.— Труды Салехардского стационара Урал. фил. АН СССР. Тюмень, 1959, вып. 1, с. 220—238.

23. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников.— Труды Института биологии Урал. фил. АН СССР, 1960, вып. 14, с. 97—112.

24. Сокур І. Т. Ссавці фауни України і їх господарське значення. Київ: Радянська школа, 1960. 212 с.

25. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 302 с.

26. Четыркин Е. М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 220 с.

27. Rensch B. Evolution above the species level. N. Y., Morningside Heights; Columbia University Press., 1960. 436 p.

28. Stanley S. M. An Explanation for Cope's Rule.— Evolution, 1973, vol. 27, N 1, p. 1—26.

29. Tsutakawa R. K., Hewett J. E. Comparison of two regression lines over a finite interval.— Biometrics, 1978, vol. 34, N 3, p. 391—398.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. С. СМИРНОВ, В. К. ГАРБУЗОВ

РАЗЛИЧИЯ В РАЗМЕРАХ ВОЛКОВ ИЗ РАЗНЫХ РЕГИОНОВ СТРАНЫ И В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛА И ВОЗРАСТА ЖИВОТНЫХ

Нами обобщены данные о кондилобазальной длине, длине и весе тела 94 самцов и 88 самок волков из пустыни Бетпак-Дала, из Актюбинской, Саратовской и Рязанской областей. Возраст волков с точностью до года определен по слоистой структуре цемента клыка, а прибылые (33 самца и 33 самки) выделены по относительной ширине канала клыка [5]. Размеры черепа измерены в местах хранения С. Е. Раменским, а длина и вес тела установлены при добыче.

Известно, что пустынный волк *Canis lupus desertorum* Bogd., 1892, населяющий пустыни Средней Азии и Южного Казахстана, включая пустыню Бетпак-Дала [2], является самой мелкой формой (достигает веса 30—35 кг). Подвид среднерусского волка *C. l. lupus* L., 1758, населяющий лесную зону европейской части страны, значительно крупнее: самцы достигают веса 40—45 кг, самки — 30—35 кг. Степной волк *C. l. campestris* Dwigubski, 1804, несколько меньше среднерусского. Границы между подвидами четко не определены, а Г. А. Новиков даже объединяет степного и пустынного волка в один подвид [3]. Границы между подвидами — это, вероятно, широкая полоса интерградации, поэтому определить подвидовую принадлежность наших сборов можно с некоторой долей условности. Очевидно, волка из Бетпак-Далы можно отнести к пустынному подвиду, а из Рязанской обл.— к среднерусскому. Систематическое положение волков из Саратовской и Актюбинской областей менее определено. Предварительно их можно отнести к степному подвиду.

Проведенный нами анализ направлен на то, чтобы выяснить лишь последовательность изменения размеров волков из четырех названных пунктов, удаленных на расстояния 5000, 1000 и 500 км один от другого.

Г. А. Новиков считал, что у волка «...географическая изменчивость велика, но недостаточно изучена, чему причиной служит весьма большая индивидуальная изменчивость, а также вероят-

Таблица 1

Кондилобазальная длина черепа, длина и вес тела волков из разных областей

Место добычи	Показатель	Кондилобазальная длина		Длина тела		Вес тела		n	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Центральный Казахстан	$\overline{X}$	229,7	218,7	113,6	105,8	30,14	23,60	21	23
	$\pm m$	1,50	1,37	1,94	1,04	1,07	0,53		
	σ	5,90	5,89	6,70	6,19	5,09	1,80		
Актюбинская обл.	$\overline{X}$	233,3	218,8	114,7	103,9	34,93	26,43	7	7
	$\pm m$	2,65	2,48	2,52	1,85	2,15	1,07		
	σ	4,78	5,82	5,09	3,97	4,33	2,19		
Саратовская обл.	$\overline{X}$	230,7	226,5	118,5	116,3	32,25	31,95	13	11
	$\pm m$	1,92	2,05	1,91	1,65	1,46	1,03		
	σ	8,26	7,27	8,10	2,95	4,97	3,93		
Рязанская обл.	$\overline{X}$	242,5	233,0	124,4	116,2	40,00	33,89	11	12
	$\pm m$	2,19	2,02	2,18	1,58	1,97	1,05		
	σ	7,81	6,94	5,14	4,38	6,24	3,92		

ное наличие групповой изменчивости популяций» [3, с. 52]. Поэтому мы прежде всего оценим величину индивидуальной изменчивости.

Среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации, как и среднее арифметическое, содержат статистические ошибки $m_\sigma = \sigma / \sqrt{2n}$ и $m_{CV} = CV / \sqrt{2n}$. В табл. 1 приведены средние квадратические отклонения для каждого показателя по районам добычи волков, вычисленные по данным, имеющимся у нас. Кроме различий, свойственных разным признакам (более других варьирует вес тела), в пределах каждой половой группы наблюдаются различия по районам добычи. Направления изменений от района к району у самцов и самок не совпадают, поэтому можно предполагать, что эти различия в значительной доле случайны. Поэтому целесообразно оценить вариабельность, суммируя раздельно для самцов и самок все квадраты отклонений от среднего значения признака в каждом из четырех районов, чтобы вычислить объединенное среднее квадратическое отклонение. У самцов ($n = 52$) средние квадратические отклонения получаются равными: кондилобазальная длина 7,14±±0,70 мм, длина тела 6,87±0,67 см, вес тела 5,45±0,53 кг, а для самок ($n = 53$) соответственно 6,69±0,65 мм, 5,18±0,50 см и 3,07±0,30 кг. Статистические ошибки составляют около 10 %

от полученных величин. По весу тела варьирование у самок определенно меньше в сравнении с самцами ($t=3{,}9$), по длине тела разница такого же знака достоверна на уровне 95 % ($t=2$), а по кондилобазальной длине недостоверна ($t=0{,}2$). Сам факт меньшего варьирования веса и длины тела самок позволяет все-таки предполагать, что и варьирование кондилобазальной длины у них может оказаться меньшим в сравнении с самцами.

В работе О. Л. Россолимо и В. А. Долгова [4] имеются данные по среднему квадратическому отклонению кондилобазальной длины черепа волков из разных областей страны. Региональные различия в варьировании показателя в основном незначительны, и у самцов составляют от 5,3±1,18 (Омская обл., $n=10$) до 9,13±1,67 мм (Приморский край, $n=15$). Даже эти крайние значения различаются недостоверно, и среднее по восьми областям составляет 6,95±0,38 мм ($n=163$). У самок среднее квадратическое отклонение оказывается в пределах от 5,96±0,83 (Беловежская Пуща, $n=26$) до 11,6±1,75 (Кавказ, $n=22$), различие между величинами достоверно ($t=2{,}9$). У самцов волка с Кавказа этот показатель составляет 7,64±0,98 мм, т. е отличий от других областей нет. Не исключено, что полученное авторами высокое среднеквадратическое отклонение — результат случайного стечения обстоятельств. В остальных шести областях у самок нет достоверных отклонений от среднего 7,36±0,49 ($n=113$).

Коэффициенты вариации кондилобазальной длины составили по нашим материалам 3,06 % у самцов и 2,99 % у самок, а по материалам О. Л. Россолимо [4] — 2,8 и 3,2 %. Правильнее пользоваться коэффициентом вариации, усредненным по всем имеющимся данным, т. е. 3 %, а соответственно вычислять и статистические ошибки средних арифметических.

Аналогичную процедуру мы применили к индивидуальной изменчивости длины и веса тела, но раздельно для самцов и самок. Коэффициенты вариации по длине тела у самцов 5,83±0,6 %, у самок 4,7±0,46 %, а по весу тела — 16,31±±1,6 % и 10,73 %. Можно определенно сказать, что индивидуальная изменчивость кондилобазальной длины у волка не выше, чем у других млекопитающих. Длина тела варьирует больше, чем кондилобазальная длина. Это может быть результатом неточности измерения длины в полевых условиях. Причины высокой индивидуальной изменчивости веса тела другие. Весовые показатели закономерно должны варьировать больше в сравнении с линейными [6]. Коэффициенты вариации веса и длины должны различаться в три раза. У самцов различие 2,8-кратное, но с учетом статистических неточностей разница может быть и 2,3-кратной; у самок же разница 2,28-кратная, но, не выходя за доверительные пределы, ее можно считать и 2,78-кратной. С большой долей вероятности можно принять, что вес самцов

и самок варьирует в 2,5 раза больше, чем длина тела. Такое же соотношение присуще и другим животным, и нет оснований полагать, что варьирование веса тела волков в какой-то мере увеличено из-за перепадов в наполнении пищеварительного тракта, связанных со спецификой питания этого зверя. Длина и вес тела варьируют вполне согласованно, но больше, чем кондилобазальная длина.

Любой результат исследования представляет научную ценность только в том случае, если его можно воспроизвести неоднократно, в том числе и разными исследователями; должны быть четко сформулированы условия воспроизводимости. В частности, это относится к возрасту животных. Прибылые волки, добытые в зимний период, мало отличаются по размерам от матерых, и тем не менее, включение их в пробу может заметно уменьшить средние арифметические. Так, по кондилобазальной длине волков из Беловежской Пущи имеются данные В. Ф. Гаврина и С. С. Донаурова [1] и О. Л. Россолимо и В. А. Долгова [4]. В первом случае для самцов указана средняя арифметическая 237,1, а во втором — 239,5 мм; для самок соответственно 227,0 и 229,5. Можно показать, что различия достоверны, хотя в обоих случаях анализировались одни и те же сборы, с той лишь разницей, что в первом случае авторы отнесли к группе переярков часть прибылых, включили в анализ часть животных, еще не закончивших рост.

В наших материалах (см. табл. 1) объединены волки старше года. Заметную их часть составляют переярки, рост которых тоже еще не полностью закончен. Однако исключить и их из анализа — значит, обеднить и без того не очень большие по объему выборки, проиграть в точности полученных результатов. Во всяком случае, целесообразно сравнить получаемые результаты с данными других авторов хотя бы по ограниченному количеству пунктов. Такое сравнение мы можем привести только по кондилобазальной длине, заимствованной из работы О. Л. Россолимо и В. А. Долгова [4]. Заметим, что авторы производили выделение возрастных групп по морфологии черепа, поэтому сопоставление результатов оправдано.

Кроме приведенных в табл. 1 данных, в нашем распоряжении имелось значительное количество животных, для которых известна только кондилобазальная длина черепа. Так, из Воронежской обл. имеется 20 самцов и 27 самок старше года. У самцов кондилобазальная длина составляет 237,8±1,6 мм, а по данным О. Л. Россолимо для этой же области, 235,2±±1,26 мм; у самок соответственно 226,9±1,3 и 229,8±1,45 мм. В обоих случаях различия недостоверны. Хотя они и составляют 2,6 и 2,9 мм, но у самцов и самок имеют разное направление, поэтому можно уверенно считать, что в двух исследованиях воспроизводимость одинакова. То же самое можно сказать и о волках из Западного Казахстана. У 34 самцов из Актюбин-

ской обл., по нашим данным, кондилобазальная длина получилась в среднем 231,3±1,2 мм, а по данным О. Л. Россолимо, 228,8±0,5 мм (правильнее считать ошибку ±5,2 мм); у самок соответственно 218,8±1,5 и 219,25±1,0 (±5,2). И в этой области результаты двух исследований можно считать одинаковыми. Отсюда можно заключить, что возрастной состав волков подобран одинаково.

В наших сборах самыми крупными являются волки из Рязанской обл.: кондилобазальная длина черепа самцов 242,5±2,2 мм, самок 233,0±2,0 мм. По данным О. Л. Россолимо, волки из центра европейской части страны имеют такой же череп (244,6 и 233,3 мм) и крупнее (недостоверно) оказались только волки из Вологодской обл. Минимальный доверительный предел кондилобазальной длины ($X - 2\ m$) для самцов из Рязанской обл. равен 238,1 мм, а для самок — 229 мм, следовательно, волки из Саратовской, Актюбинской областей и из Центрального Казахстана достоверно меньше по размерам черепа. Самыми крупными оказываются волки из Рязанской обл. и по длине, и по весу тела.

Волки, добытые в Саратовской обл., заметно мельче. Из шести вариантов сравнения (самцы и самки, три показателя) различия достоверны в трех случаях, близки к достоверным в двух случаях, и только по длине тела самки из этих двух областей не различаются по средним арифметическим. Но отсутствие различий в длине тела на фоне достаточно четко выраженных различий по другим признакам можно отнести за счет случайных причин. Разница в 0,1 см в пользу саратовских самок при статистической ошибке ±2,3 см в действительности может быть того же знака, что и остальные разницы, и составлять до 4,5 см. Отметим еще, что в трех остальных областях самки мельче самцов по длине тела на 8—11 см, а в Саратовской обл.— только на 2 см, и это подкрепляет возникающее у нас предположение, что средняя длина саратовских самок получилась завышенной по случайным причинам.

Волки из Актюбинской обл. мельче по сравнению с саратовскими. Кондилобазальная длина самок различается на 7,7 мм, и достоверность различия составляет 2,4, а если принять в расчет и самок, для которых известна только кондилобазальная длина ($n=19$), достоверность увеличивается до 3,0. По длине тела различие составляет 12,4 см ($t=5{,}0$), а по весу — 5,5 кг ($t=3{,}7$). Наряду с этим самцы оказались мельче только по длине тела — разница на 3,8 см ($t=1{,}2$), по весу тела и кондилобазальной длине даже крупнее на 2,7 кг ($t=1{,}0$) и 2,6 мм ($t=0{,}8$). Самыми мелкими были волки из Центрального Казахстана. В сравнении с актюбинскими самцами меньше на 3,6 мм ($t=0{,}9$), 0,9 см ($t=0{,}3$) и 4,8 кг ($t=0{,}2$). Самки же по кондилобазальной длине не различаются, по длине тела даже больше на 1,9 см ($t=0{,}9$), и только по весу тела мельче на 2,8 кг ($t=2{,}3$).

Как видим, региональные различия неоднозначны: могут наблюдаться бесспорные различия самок и сомнительные различия самцов (саратовские — актюбинские); достоверные различия по весу тела и отсутствие таковых по длине тела или черепа. Поэтому, хотя последовательное уменьшение размеров волка от Рязанской обл. к Центральному Казахстану очевидно, затруднительно сопоставлять величины различий между волками из смежных областей.

Каждая выборка ввиду своей малочисленности может вносить погрешность в средние арифметические из-за случайного попадания одной-двух крупных или, наоборот, мелких особей. В таком случае все исследуемые признаки окажутся смещенными относительно ожидаемых значений (математических ожиданий) в одном направлении. Но вместе с тем сказываются еще и неточности, возникающие для каждого измеряемого показателя. Это могут быть не только погрешности измерения (взвешивания), но и неравномерности роста животных. Так, самки из Бетпак-Далы одинаковы с актюбинскими по кондилобазальной длине, несколько крупнее по длине тела, но определенно мельче по весу. И если, например, различия достоверны по одному из трех признаков, а по двум другим отсутствуют, следует придавать значение различию по этому единственному признаку. Если же и по двум остальным признакам различия столь же существенны, как и по первому, таким различиям следует придавать большее значение. Иначе говоря, для сопоставления величины различий следует определенным образом усреднить результаты сопоставления по всем трем признакам для двух полов.

Из статистики известно, что критерий достоверности t — величина случайная, нормально распределенная относительно своего математического ожидания с дисперсией, равной единице. Значит, величины t можно суммировать, как любые случайные величины, суммируя при этом и их дисперсии. При суммировании шести значений t (по трем признакам для двух полов) дисперсия этой суммы равна 6, среднее квадратическое отклонение — 2,45. Разделив же сумму на 2,45, получим величину, которую можно рассматривать как среднюю оценку достоверности. По ней можно оценить вероятность того, что одна из сравниваемых групп волков больше другой. Величина эта зависит и от количества данных: чем больше объем выборки, тем больше достоверность различия. Но надо еще оценить и величину различия. Можно при каждом попарном сравнении (саратовских волков с рязанскими, актюбинских с саратовскими и т. д.) выразить одну из форм в процентах относительно другой. Так, волки из Саратовской обл. по отношению к рязанским составляют по кондилобазальной длине 95,1 (самцы) и 97,2 % (самки), по длине тела 95,2 и 100 %, по весу тела 80,6 и 94,3 % (в среднем 93,7 %). При сравнении актюбинских вол-

Таблица 2

Кондилобазальная длина, длина и вес тела прибылых волков и переярков

Область	n	Кондилобазальная длина, мм	Длина тела, см	Вес тела, кг
Самцы, 0+				
Центральный Казахстан	7	201,3±2,3 (87,7) *	96,4±2,1	17,5±1,0
Актюбинская	10	222,4±2,1 (95,3)	108,7±2,0 (84,9) (94,8)	28,0±1,4 (58,1) (80,2)
Саратовская	4	222,2±3,3 (96,3)	120,0±3,5 (101,3)	29,8±2,4 (92,5)
Рязанская	6	234,8±2,9 (96,8)	114,83±2,7 (92,3)	32,4±2,1 (85,0)
Самки, 0+				
Центральный Казахстан	4	195,1±2,9 (89,2)	92,7±2,2 (87,7)	16,2±0,9 (68,6)
Актюбинская	7	213,0±2,4 (97,3)	103,4±1,8 (99,5)	23,8±1,0 (90,0)
Саратовская	4	219,4±3,3 (96,8)	115,2±3,6 (99,1)	28,4±1,5 (88,9)
Рязанская	9	229,2±2,3 (98,4)	113,1±2,1 (97,3)	28,9±1,0 (85,2)
Самцы, 1+				
Центральный Казахстан	7	229,3±2,6 (99,8)	115,1±2,5 (101,3)	27,8±1,7 (92,1)
Актюбинская	11	232,2±2,1 (99,5)	—	—
Саратовская	6	230,5±2,8 (99,9)	116,2±2,8 (98,0)	30,7±2,0 (94,5)
Рязанская	5	241,0±3,2 (99,4)	123,8±3,2 (99,5)	37,7±2,7 (94,2)
Самки, 1+				
Центральный Казахстан	5	219,6±2,9 (100,4)	105,4±2,2 (99,6)	23,1±1,1 (98,0)
Актюбинская	7	219,9±2,5 (100,5)	—	—
Саратовская	3	225,8±3,9 (99,7)	117,0±3,2 (100,6)	30,2±1,9 (94,4)
Рязанская	4	233,2±3,5 (100,5)	115,2±3,6 (99,2)	34,6±1,9 (102,2)

* В скобках — показатель, % от взрослых.

ков с саратовскими получаем 95,8 %, как и при сравнении центрально-казахстанских с актюбинскими. Первый результат достоверен со средним значением $t=5{,}22$, для второго — 4,26, а для третьего — 2,02. Таким образом, разница между волками из Саратовской и Рязанской областей (6,3 %) больше по абсолютному значению и выше ее достоверность; волки из Актюбинской обл. отличаются от саратовских несколько меньше — на 4,4 %, соответственно меньше и достоверность этой разницы.

Достоверность различия между бетпакдалинскими и актюбинскими волками (2,0) указывает на то, что с 95 %-ной уверенностью можно считать эту разницу от 0 до 8,8 %. Аналогичный доверительный интервал для разницы в размерах между актюбинскими и саратовскими волками составляет 2,3—6,5 %, а между рязанскими и саратовскими 3,9—8,7 %. Таким образом, хотя с высокой долей уверенности можно считать, что от Рязанской обл. к Центральному Казахстану размеры волков закономерно и последовательно уменьшаются и максимальный перепад в размерах, вероятнее всего, происходит на участке между городами Рязанью и Саратовым, не исключается также, что уменьшение на всех трех отрезках одинаковое, по 4—6 %.

В табл. 2 приведены данные о размерах прибылых волков и переярков. Последних мы включили в группу взрослых, хотя вполне можно было предположить, что они еще не достигли окончательных размеров, свойственных матерым волкам. Действительно, по кондилобазальной длине самцы в среднем мельче взрослых на 0,4 %, но статистические ошибки средних арифметических составляют от 0,9 до 1,3 %, следовательно, отличия переярков от матерых волков несущественны и могут быть результатом случайных процессов. Самки же вообще не уступают взрослым волчицам по кондилобазальной длине. То же самое можно сказать и о длине тела. Но по весу тела различия заметнее. Вес самцов меньше на 6—8 %, но и статистические ошибки составляют 5—7 % от среднего веса, так что и эти различия тоже недостоверны. Поэтому можно лишь предположить, что переярки, самцы и самки, еще не достигли окончательных размеров и веса взрослых волков. Объединив переярков в табл. 1 вместе с матерыми, мы, возможно, и занизили средние значения, но очень немного, к тому же более или менее пропорционально для всех областей.

Прибылые волки определенно мельче взрослых. Особенно велики различия для Центрального Казахстана, для самцов и самок по всем трем признакам. Здесь, вероятно, сказались сроки добычи. В условиях казахстанских степей добыча волка наиболее эффективно ведется с автомашины и по времени приходится преимущественно на начало зимы (октябрь — ноябрь). Но и в остальных областях прибылые мельче взрослых, что особенно заметно по весу тела. Следует отметить, что во всех областях, кроме Саратовской, прибылые самцы заметнее отличаются от взрослых, чем самки. Если еще учесть, что и у переярков самцы отличаются от матерых заметнее, чем самки, можно заключить, что самки раньше заканчивают рост в сравнении с самцами.

Различие в темпе роста самцов и самок прослеживается при сравнении кондилобазальной длины одновозрастных волков. В возрасте 0+ у самцов она на 2,8 % больше в сравнении с самками ($n=27$ и 24), в возрасте 1+ на 3,2 % ($n=18$ и 12), а в

2+ на 6,3 % (n=8 и 14). По весу тела такие же различия составляют соответственно 10,8; 8,8; 25,4 %.

В заключение можно отметить, что различия в размерах волков из разных областей, оказавшиеся более заметными на интервале 500 км (Рязань — Саратов), чем на интервале 1000 км (Саратов — Актюбинск), можно рассматривать в качестве разделительной полосы между подвидами среднерусского и степного волка. Волки из Бетпак-Далы — наиболее мелкие, но для установления границы между подвидами степного и пустынного волка требуется выяснить, не уменьшаются ли размеры по мере дальнейшего углубления в зону пустынь, т. е. не являются ли эти волки по размерам переходными к пустынному подвиду.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаврин В. Ф., Донауров С. С. Волк в Беловежской Пуще.— Зоол. ж., 1954, т. 33, вып. 4, с. 904—924.
2. Млекопитающие Советского Союза, т. II/В. Г. Гептнер, Н. П. Наумов, П. Б. Юргенсон, А. А. Слудский, А. Ф. Чиркова, А. Г. Банников. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
3. Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.
4. Россолимо О. Л., Долгов В. А. Закономерности изменчивости черепа волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) на территории СССР.— Acta theriol., 1965, vol. 10, № 12, с. 195—207.
5. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников.— Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, вып. 14, с. 97—112.
6. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935, с. 8—60.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

С. Е. РАМЕНСКИЙ

СВЯЗЬ ОБЩЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ, ФАЗЫ ЦИКЛА И РАЗМЕРОВ ПРИБЫЛЫХ НА ПРИМЕРЕ ПЕСЦА

В настоящее время имеется очень небольшое количество литературы, описывающей изменения размеров животных моноциклических видов в связи с их численностью. Тем не менее можно думать, что такой анализ окажется полезным для оценки влияния различных факторов на динамику численности популяции [21].

При анализе изменений размеров песцов были использованы результаты обработки тушек молодых зверей, добытых на Приобском Севере, входящем в Ямало-Ненецкий автономный округ (средняя часть востока п-ва Ямал, в дальнейшем часто обозначаемая □, и территория к югу от побережья Байдарацкой губы, примерно до широты г. Лабытнанги, обозначаемая ○). Сбор материалов проводился в основном сотрудниками Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР В. С. Смирновым, В. Н. Бойковым, В. Г. Оленевым, В. Ф. Сосиным, А. Д. Лужковым, М. В. Михалевым. Использованы сведения из анкет, хранящихся во Всесоюзном научно-исследовательском институте охотничьего хозяйства и звероводства (г. Киров).

Измерения черепов были проведены автором при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Если при повторном измерении разница превышала 0,5 мм, промер делался третий раз. Полученные результаты измерения одного и того же черепа усредняли.

Для описания черепов выполнены следующие промеры: 1 — кондилобазальной длины — от переднего края альвеол верхних резцов до заднего края правого затылочного мыщелка; 2 — мыщелко-подглазничной длины — от подглазничного отверстия до заднего края правого затылочного мыщелка; 3 — длины лицевого отдела; 4 — межглазничной ширины; 5 — длины мозгового отдела; 6 — высоты черепа в области барабанных камер; 7 — длины нижней челюстной кости от переднего края до углового отростка; 8 — высоты нижней челюстной кости. Для канонического анализа потребовалось, чтобы по каждому

Таблица 1

Количество песцов-сеголеток, черепные промеры которых используются в каноническом анализе

Сезон	Территория	Самцы	Самки
1955—1956 гг.	○	35	16
1956—1957 гг.	□	18	18
1957—1958 гг.	□	73	50
1958—1959 гг.	○	5	5
	□	9	—
	Вся	14	7
1959—1960 гг.	□	20	14
	Вся	35	34
1960—1961 гг.	○	102	81
	□	102	70
	Вся	204	151
1961—1962 гг.	○	10	—
	□	43	13
	Вся	53	18

черепу имелись все размеры. При невозможности снятия какого-либо промера из-за поломки костей считалось, что соответствующий размер черепа равен среднему значению для данной выборки. Чем большую долю черепов из имеющихся мы изучали, тем чаще нельзя было сделать необходимые промеры (из-за большого количества черепов со сломанными костями), которые приходилось заменять соответствующими групповыми средними.

Из-за этого происходила какая-то потеря точности и возникало впечатление о несколько большей достоверности выводов, чем было на самом деле. С другой стороны, даже со сломанных черепов можно было «снять» некоторые промеры и получить дополнительные сведения, важные в случае небольших выборок. Группы, получившиеся в результате поиска компромисса, описаны в табл. 1. Всего рассмотрено 726 песцов, из них 432 самца и 294 самки. Эти числа дают представление о количестве изученного материала.

Для измерения веса и длины тушки выбирали тушки без признаков усыхания, с неоторванными лапами и головой, согласно записям в журналах вскрытий (соответственно 464 и 398 шт.).

Возраст песцов определен В. С. Смирновым по относительной ширине канала корня клыка [11, 12].

Количество песцов оценивалось по результатам промысла в каждый сезон и по данным, полученным В. С. Смирновым методом суммирующих таблиц [13]. Обе оценки характеризуют количество песцов только опромышляемой части популяции. Численность во втором случае определяется как суммар-

ное количество зверей из числа живших к началу промысла и добытых в течение данного и последующего сезонов. Поэтому суммирующие таблицы дают более полную оценку численности в сравнении с данными заготовок песца за сезон. Оценка меньше зависит от случайных обстоятельств, например от колебания эффективности промысла в разные годы.

Сбор тушек проводился в течение семи промысловых сезонов — с 1955 по 1962 гг. Изменения количества песцов в эти годы на Приобском Севере можно описать по следующим двум циклам: сезонам минимальной (1956/1957 гг., 1959—1960 гг.), максимальной (1957—1958 гг., 1961—1962 гг.) и предминимальной (1955—1956 гг., 1958—1959 гг.) и предмаксимальной (1960—1961 гг.) численности.

Автор приносит искреннюю благодарность В. С. Смирнову за многочисленные советы и помощь, полученные от него при анализе материала.

Статистическое доказательство существования различий размеров песцов, добытых в разные годы

В описанной работе были использованы результаты измерений только сеголетков. Заметим, что, изучая прибылых, Л. М. Шиляева [16, 17] обнаружила отсутствие значительных различий между размерами генераций, рожденных в разные фазы численности песцов. Для того чтобы говорить о существовании изменений, например кондилобазальной длины самок в течение k сезонов ($k>2$), следует оценить вероятность выполнения гипотезы $\mu_1=\mu_2=...=\mu_k$, где μ_i — значение генеральной средней i-й совокупности (математическое ожидание i-й выборки), $i=1, 2, ..., k$; t-критерий Стьюдента для этой цели не подходит, так как проверяет только гипотезу попарного сравнения $\mu_i=\mu_j$ [5]. Поэтому для проверки гипотезы одновременного равенства генеральных средних был использован однофакторный дисперсионный анализ. В качестве фактора при этом выступал промысловый сезон, поэтому пришлось рассматривать одновременно всех животных, собранных за данный сезон без учета места добычи. Отсутствие необходимого материала не позволяет проделать двухфакторный дисперсионный анализ, если в качестве второго фактора рассматривать район добычи песцов. Как обычно, различия признавались значимыми, если F, получившееся в результате вычислений, было больше F табличного для соответствующих степеней свободы и уровня значимости (используется F-критерий Фишера). Степени свободы определялись по формулам $f_1=K-1$, $f_2=N-K$, где N — общее число измерений этого признака в течение K-сезонов [5].

Достоверность различий средних размеров песцов, собранных в течение разных промысловых сезонов, определялась по кондило-

базальной длине черепа, длине и весу тела. Количество песцов (n_i) в группах для каждого признака, средние ($\overline{X}_i$) и среднеквадратичные отклонения (σ_i) приведены в табл. 2. Различия между средними значениями кондилобазальной длины самцов, добытых в различные промысловые сезоны, оцениваются расчетным $F_{6,344}=7{,}788$, а табличное ${}_{0,01}F_{6,200}=2{,}9$. Используются следующие обозначения: уровень значимости 0,01, для числа степеней свободы $f_1=6$, $f_2=200$. Изменения кондилобазальной длины черепа самок определялись $F_{6,211}=4{,}27$ при ${}_{0,01}F_{6,200}=2{,}9$. Изменения длины тела самцов оценены $F_{3,321}=20{,}12$ при ${}_{0,01}F_{3,200}=$ $=3{,}88$, тот же параметр у самок дал значение $F_{3,159}=19{,}1$ при ${}_{0,01}F_{3,150}=3{,}91$. Для веса тела самцов расчетное $F_{5,264}=24{,}14$, а табличное ${}_{0,01}F_{5,200}=3{,}11$; для веса тела самок расчетное $F_{5,188}=9{,}8$, а табличное ${}_{0,01}F_{5,150}=3{,}14$.

Таким образом, с самой большой достоверностью можно говорить о том, что все изученные параметры — кондилобазальная длина черепа, длина и вес тела — действительно изменялись в течение рассматриваемых сезонов.

Синхронность изменений средних размеров сеголетков к общей численности песцов

Краниометрия. Характеристики некоторых групп песцов даны в табл. 2. На рис. 1 две верхние ломаные линии изображают изменения кондилобазальной длины у самцов и у самок по сезонам. Центр значка (○ либо □) — средняя длина черепа песцов определенного пола, добытых в соответствующем районе. Обычная точка соответствует средней кондилобазальной длине всех песцов указанного пола, т. е. без учета места добычи, всех собранных в течение промыслового сезона. Две нижние линии показывают результаты заготовок песцов (кривая *1*) и изменения численности «промыслового стада» — оценки, полученные В. С. Смирновым при помощи суммирующих таблиц (кривая *2*).

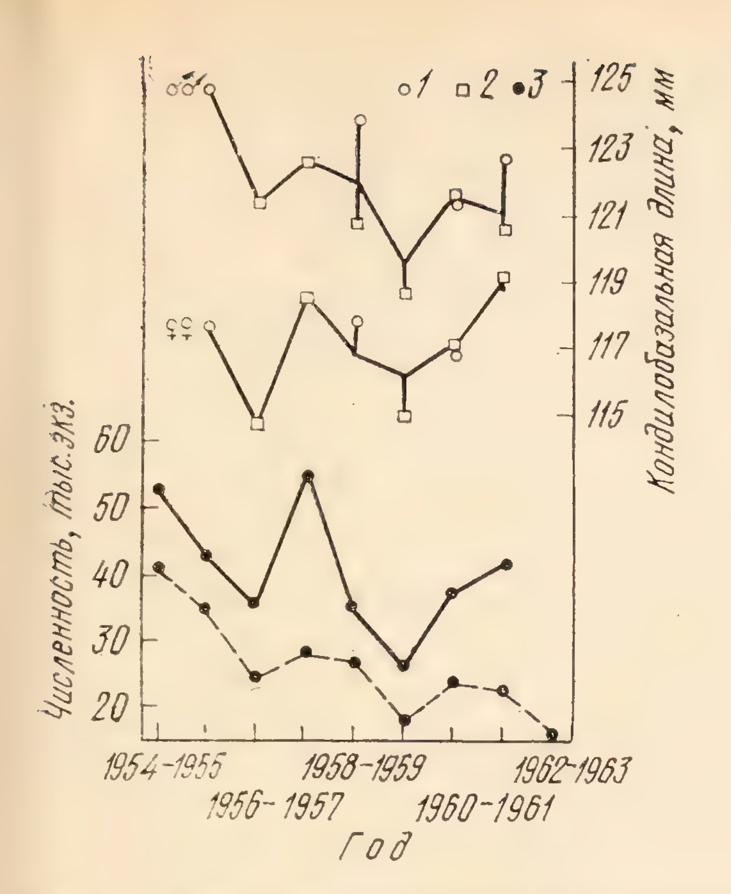
На рис. 2 аналогичным образом показаны изменения среднего веса тушек (в граммах) в течение шести промысловых сезонов.

Из рис. 1 легко видеть, что в течение шести сезонов, когда изменения численности зверей задавались одинаково оценками суммирующей таблицы и заготовками, кондилобазальная длина черепа как самцов, так и самок, добытых в течение сезона, изменялась синхронно с численностью. Звери становились крупнее при росте численности и мельче при ее падении. Синхронизация сохранялась при сравнении размеров сеголеток одного места добычи. Направленность изменений численности от промыслового сезона 1960—1961 гг. к сезону 1961—1962 гг. осталась неопределенной — заготовки и суммирующие таблицы

Таблица 2

Признаки, которые используются при оценке значимости различий размеров песцов, добытых в разные сезоны

Сезон	Кондилобазальная длина, мм						Вес тела, г						Длина тела, см					
	самцов			самок			самцов			самок			самцов			самок		
	n_i	$\overline{X}_i$	σ_i	n_i	$\overline{X}_i$	σ_i	n_i	$\overline{X}_i$	σ_i	n_i	$\overline{X}_i$	σ_i	n_i	$\overline{X}_i$	σ_i	n_i	$\overline{X}_i$	σ_i
1955—1956 гг.	33	124,6	2,88	15	117,6	3,74	9	3617	640	3	2683	511	8	60,3	3,15	3	56,7	4,04
1956—1957 гг.	17	121,3	3,93	15	114,6	2,39	13	2260	475	14	2121	281	18	55,2	3,37	19	53	1,77
1957—1958 гг.	75	122,7	3,38	48	118,4	2,8	69	2942	590	44	2500	387	71	59,8	2,24	49	57,5	1,72
1958—1959 гг.	13	121,9	3,73	7	116,7	4,09	5	2153	674	6	2063	201	—	—	—	—	—	—
1959—1960 гг.	29	119,4	3,11	28	116	2,38	38	2198	364	36	1948	393	—	—	—	—	—	—
1960—1961 гг.	145	121,3	3,6	93	116,9	3,47	136	2439	458	91	2192	404	138	57,6	2,74	92	55,1	2,76
1961—1962 гг.	39	121,1	3,05	12	118,8	2,99	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$N=\sum_{i=1}^{k} n_i$	351	—	—	218	—	—	270	—	—	194	—	—	235	—	—	163	—	—



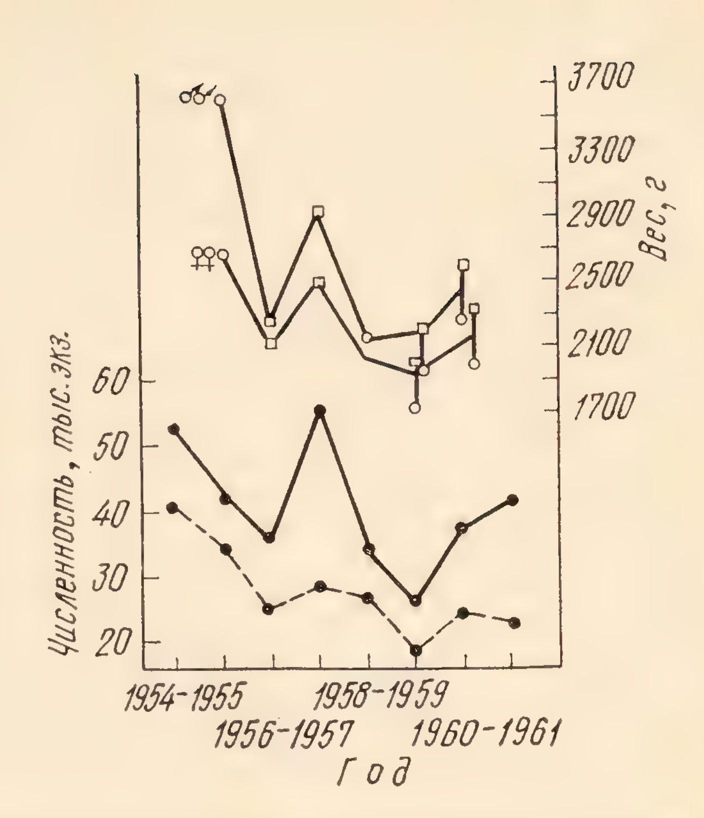


Рис. 1. Изменение кондилобазальной длины черепа песцов-сеголетков на фоне изменения общей численности песцов.

1 — размеры песцов, добытых на территории, располагающейся к югу от побережья Байдарацкой губы; *2* — размеры зверей, убитых на востоке Среднего Ямала; *3* — на обоих территориях вместе.

Рис. 2. Изменение веса тела (без шкуры) песцов-сеголетков при изменении общей численности песцов.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

определили противоположные направления. Интересно, что также разнонаправленно изменялись и средние размеры самцов, добытых на первой и второй территории в течение двух последних сезонов. Кондилобазальная длина самок изменялась синхронно с численностью по суммирующим таблицам.

Величина кондилобазальной длины связана со многими другими размерами черепа. Почему неудивительна хорошо выраженная синхронность изменений остальных изученных краниометрических признаков и общей численности песцов, полученная в результате анализа.

Вес и длина тела. Из рис. 2 видно, что во всех пяти изученных случаях у самок и в четырех случаях из пяти у самцов средний вес песцов, добытых за сезон, изменялся одновременно и однонаправленно с численностью. Важно, что самцы и самки проявляют одну и ту же тенденцию на протяжении шести сезонов. Указанная синхронизация была нарушена только один раз в 1959—1960 гг. самцами, добытыми на второй территории. Но если рассмотреть вес самцов или самок, добытых в течение трех последних сезонов только на западе или на востоке территории Приобского Севера, то окажется, что ни одного случая нарушения синхронизации изменений веса сеголетков и численности песцов не было.

Имеющиеся материалы позволили изучить изменение длины тела зверей в течение четырех сезонов, из них лишь три оказались смежными. Четкая синхронизация изменений длины тела сеголетков и численности, совпадение характера изменений у самцов и самок не вызывали сомнений.

Необходимо выяснить, в какой степени наблюдаемая синхронизация изменений может быть объяснена причинами, не имеющими к динамике численности песца никакого отношения. Для этого проверим, можно ли принять следующие гипотезы.

1. Различия в размерах, например черепа на разных фазах численности, возникли из-за случайного попадания песцов с разной морфологией в исследованные пробы. Против такого предположения свидетельствуют прежде всего результаты однофакторного дисперсионного анализа, описанные выше. Кроме того, вероятность случайного стечения обстоятельств, повторившегося шесть раз (в течение шести сезонов с хорошо выявленными изменениями численности по знаку), достаточно мала. Если еще учесть, что сходные изменения размеров черепа наблюдаются не у отдельных групп животных, а в двух независимых группах — у самцов и у самок, часто повторяются в разных местах добычи, а также по общим размерам тела, то возможность случайных совпадений следует отклонить.

Как было показано в работе С. Е. Раменского и В. М. Ефимова [9], можно говорить о территориальной неоднородности размеров песцов, добываемых на Приобском Севере в районах, обозначенных ○ и □. Поэтому возникает вторая гипотеза.

2. Синхронизация может оказаться результатом взятия проб из разных мест и обусловлена принадлежностью песцов к разным территориальным группировкам. Действительно, даже из рис. 1 и 2 видно, что влияние места добычи на изменение размеров песцов по абсолютной величине вполне сравнимо в некоторых случаях с изменениями во времени. Но эту гипотезу также нужно отклонить, так как песцы в фазы максимума и минимума численности, т. е. когда были очень значительные изменения в размерах, были добыты практически только в двух местах, вокруг факторий Сё-Яха и Яптик-Сале. Расстояние между названными пунктами около 85 км. Можно предположить, что песцы в двух пунктах представляли единую, географически неразобщенную группу. При этом следует учитывать большие миграционные способности песцов и то, что в период промысла все реки уже покрыты льдом. Против возможности принятия второй гипотезы говорят также случаи однонаправленных изменений размеров песцов на разных территориях.

3. Эффект кажущейся синхронизации мог бы быть и результатом того, что песцы в сравниваемые годы добывались в разные сроки и поэтому, будучи сеголетками, имели разный возраст. У более молодых песцов естественно ожидать меньших размеров, чем у песцов, добытых на 1—2 мес. позднее, старших

по возрасту. Действительно, как показал анализ изменений размеров сеголетков в течение промыслового сезона, в большинстве случаев после 1 января были добыты более крупные звери. Причем различия «внутрисезонные» вполне сравнимы с различиями «межсезонными».

Но оказалось, что основная масса зверей добыта до 1 января. Исключением является сезон 1957—1958 гг. Сравнительно много песцов добыто после 1 января и в сезон 1959—1960 гг. Увеличенные размеры черепа в первый максимум численности (1957—1958 гг.) по сравнению с минимумом (1956—1957 гг.) можно отнести за счет более поздней добычи. Однако в 1959—1960 гг. (минимум численности) сроки добычи тоже можно считать поздними по сравнению с 1961—1962 гг. (максимумом численности). Тем не менее, наблюдаются различия в размерах того же направления, что и при первом сравнении, а не обратного, как можно было бы допустить, полагая, что причина обнаруженных различий в разновозрастности проб. Увеличение размеров сеголетков в 1960—1961 гг. тоже не может быть объяснено разным временем добычи.

Рассмотренные данные убеждают, что на самом деле размеры молодых зверей и общая численность песцов на Приобском Севере изменялись синхронно в течение изученных сезонов.

Обсуждение синхронизации

Результаты специально проведенного анализа показывают, что изменения размеров сеголетков, синхронные с изменениями общей численности песцов, можно вполне удовлетворительно объяснить изменением количества мышевидных в предпромысловое лето и во время подготовки организмов хищников к размножению (в предпоследнее лето и в последнюю зиму перед промыслом). Это объяснение подтверждается результатами звероводства и полевых наблюдений.

Наша схема рассуждений является очень приближенной схемой природных процессов и служит только для обоснования основной идеи, кратко выражаемой в следующем виде:

Изменения количества пищи → Изменения численности песцов
Изменения количества пищи → Изменения размеров сеголетков

Указанные стрелками воздействия реализуются так, чтобы обеспечить синхронность изменений величин крайних членов этой триады. Конечно, на численность песцов и на размеры сеголетков большое влияние оказывает еще целый ряд взаимосвязанных факторов, таких, например, как погодные условия, сроки гона и рождения молодняка, степень выраженности эпизоотии «дикования» и т. д. Но есть веские основания считать, что все не показанные в триаде факторы не могут сделать ее неверной, а

могут лишь расширить и уточнить зависимости между ее элементами.

Необходимое условие синхронизации — значительное влияние количества сеголетков на общую численность. Иначе два процесса — изменение численности зверей и размеров сеголетков — будут идти независимо друг от друга. Об определяющем влиянии количества молодых песцов на общую численность писала, например, А. Ф. Чиркова [14]. Более того, из результатов анализа, проведенного В. С. Смирновым [13], видно, что в течение пяти сезонов из шести изученных добывался главным образом молодняк (как минимум 82 % от всех добытых за сезон).

К. И. Копеин обнаружил у горностая синхронные изменения кондилобазальной длины черепа сеголетков и численности популяции. Необходимое условие синхронизации соблюдается и для горностая. Так, использованные К. И. Копеиным выборки примерно на 90 % состояли из сеголетков [6, 7]. Это условие дает возможность целенаправленно выбирать виды для дальнейшего анализа связи морфофизиологических и других признаков и численности.

С точки зрения зависимости между плотностью популяции и ростом щенков описанная синхронизация означает, что увеличение плотности происходит одновременно с более интенсивным ростом молодняка. Если дело обстоит так, то это факт не тривиальный [1, 4, 8, 21].

Интересно, что из установленной зависимости между изменениями численности песцов и размеров сеголетков можно вывести гипотетический показатель наличия резкого перепромысла. Разберем случай добычи песцов в количестве, намного большем допустимого. Несмотря на обилие пищи, ущерб, нанесенный родительскому стаду в течение промысла, так велик, что не может быть даже просто компенсирован прибылыми. Численность песцов упала, а размеры сеголетков стали крупнее. Таким образом, приходим к следующему показателю наличия резкого перепромысла: уменьшение размеров сеголетков песцов и уменьшение численности зверей может рассматриваться как «нормальный» процесс; увеличение размеров сеголетков и уменьшение численности свидетельствует о том, что мы уменьшаем численность родительского стада больше допустимого.

Из наших результатов следует, что при уменьшении численности размеры прибылых становятся меньше. Примечательно, что аналогичный результат получил Куртен [19] при гораздо больших временных интервалах изменений численности животных. Куртен «заключил, что снижение численности (определяемое по уменьшению частоты встречаемости остатков в захоронениях) перед вымиранием обычно сопровождается сокращением размеров тела» (цит. по [4, с. 314]). С выводом Куртена согласуются результаты наблюдений Р. Д. Гатри [4]. Есть основа-

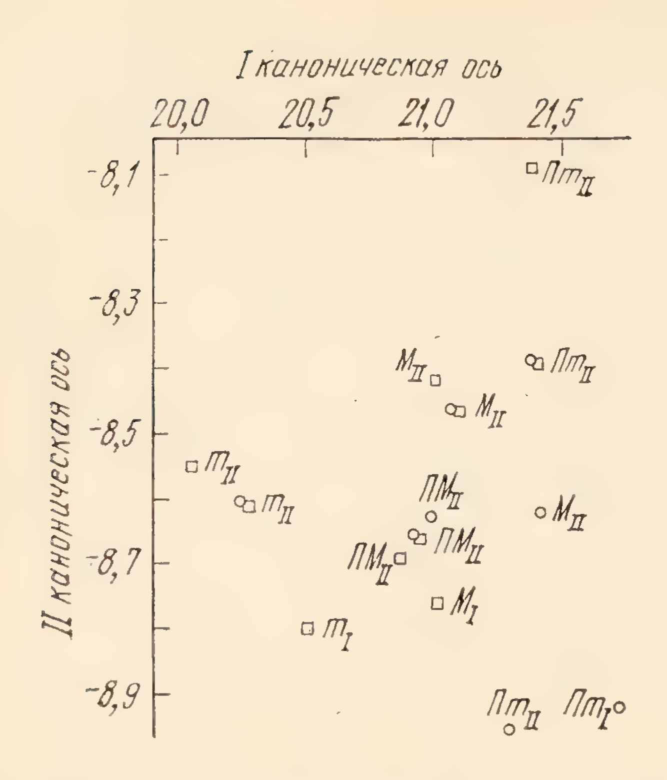
ния полагать, что подобный эффект наблюдается не при всяком исчезновении вида, но в тех случаях, когда феномен имеет место, он, по крайней мере чисто внешне, аналогичен показанному нами.

О существовании размеров песцов, характерных для отдельных фаз их численности

Интересно было посмотреть, не отражается ли на размерах песцов их фаза численности. С этой целью применен канонический анализ [2, 15, 20], для которого сотрудник Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР И. Е. Бененсон разработал соответствующий алгоритм и составил необходимые программы на ЭЦВМ «Мир-1». Анализировались одновременно восемь черепных признаков, описанных выше. Размеры используемых выборок указаны в табл. 1. Суть канонического анализа состоит в следующем. На плоскости можно изобразить, охарактеризовать взаимное расположение точек только по двум параметрам (признакам), а нам нужно по восьми. Поэтому вместо восьми вводится два искусственных параметра, причем направление оси первого выбирается из условия наибольшего разброса (дисперсии) многомерных (в данном случае восьмимерных) выборочных средних вдоль неё, числовая ось второй искусственной переменной вводится по направлению оставшейся максимальной изменчивости точек средних и перпендикулярно первой оси. Проекции на эти две искусственные переменные средних значений восьми признаков для каждой полученной группы, отдельно для самцов и самок, изображены на рис. 3 и 4.

Для самок на плоскости первых двух канонических осей получились характерные, непересекающиеся участки для фаз максимальной, минимальной и «средней» (предмаксимальной и предминимальной) численности песцов. Эти участки образованы средними размерами сеголетков, собранных в каждый сезон соответствующей фазы численности как с учетом, так и без учета места добычи. Разделение возможно линейными границами, т. е. прямыми линиями. Сезоны предминимума и предмаксимума краниометрически не различались между собой, занимая одну общую часть плоскости. Если судить по размерам самок, существуют фазы численности песца (максимальная, минимальная и «средняя») при длительности цикла 3—4 года. Другими словами, можно говорить о существовании на Приобском Севере размеров черепов прибылых самок, повторяющихся во времени и пространстве, характерных для каждой фазы численности из перечисленных выше. Первая каноническая ось (переменная) позволила различить фазы максимума и минимума, вторая — отделила фазу «средней» численности от первых двух.

Для самцов на плоскости первых канонических осей при помощи линейных границ можно выделить только размеры че-



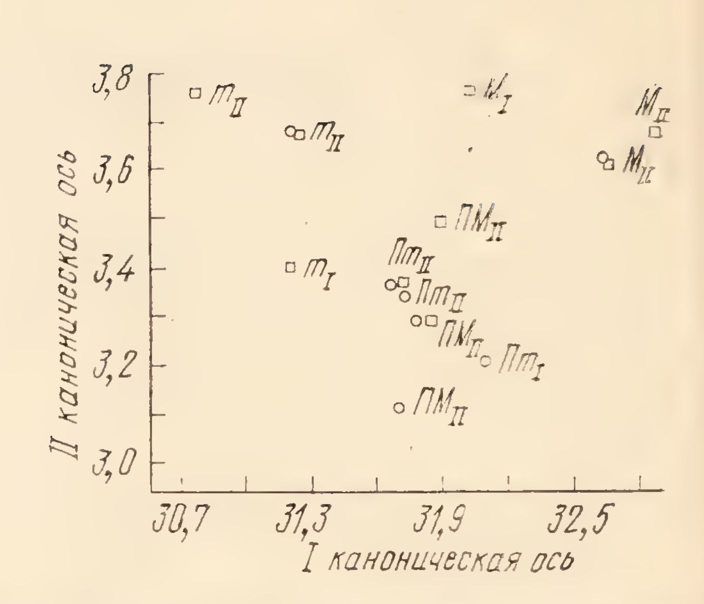


Рис. 3. Расположение средних размеров самцов на плоскости первых двух канонических осей.

m, M, Пm, ПМ — минимум, максимум, предминимум и предмаксимум численности соответственно *I*, *II* — циклы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 4. Расположение средних размеров самок на плоскости первых двух канонических осей.

Условные обозначения те же, что на рис. 3.

репов фазы минимума. При помощи нелинейных (и поэтому, вероятно, менее устойчивых) границ выделяются отдельно и последовательно, при движении по первой канонической оси в сторону увеличения значений, размеры черепов фазы минимальной, предмаксимальной, максимальной и предминимальной численности. Как и у самок, описанный эффект обусловлен размерами самцов, собранных в результате промыслов всех лет соответствующей фазы численности с учетом и без учета места добычи. Отсюда можно прийти к выводу о существовании размеров черепов самцов, характерных для всех четырех (!) перечисленных фаз численности. Заметим, что разделить размеры самок фаз предминимума и предмаксимума даже нелинейными границами нельзя.

Почему же фазы численности по-разному отражаются на размерах самцов и самок? Напомним, что в отличие от самцов мы наблюдали сохранение синхронности изменений с численностью кондилобазальной длины самок разного места добычи. Обычно говорят, что на организм самок больше влияют условия окружающей среды из-за повышенной физиологической нагрузки при беременности. Но изучаются молодые, еще не размножавшиеся звери. Может быть, как-то влияет различная миграционная активность самцов и самок? Действительно, подводя итоги мечения песцов, авторы абзора писали, что «песцы, совершавшие наиболее дальние миграции — за 900 км и более, все оказались самцами. Среди оседлых зверей, отловленных на

местах кольцевания, были почти исключительно самки. Материалы мечения подтвердили высказывавшееся ранее мнение о преобладании в миграционных потоках самцов...» [3, с. 83)]. Вывод о большей склонности самцов к миграциям на большие расстояния подтвердился результатами мечения песцов на Северной Аляске [18]. Может быть, действительно в изученные выборки самцов попал больший процент зверей, пришедших издалека, по сравнению с выборками самок? На изучении отдельных признаков это не очень отразилось, а при каноническом анализе «искривило» прямолинейные границы средних размеров самцов-резидентов, аналогичные тем, которые мы наблюдали у самок.

С результатами канонического анализа согласуется показанная нами ранее возможность различения максимума и минимума численности по размерам черепов молодых самок, добываемых в соответствующие промысловые сезоны [10].

Но может быть никакой размерной специфики для фаз численности нет, эффект выделения особых участков плоскости обусловлен просто малым числом точек на плоскости первых канонических осей? Например, через три точки на плоскости при любом их взаимном расположении можно провести разделяющие границы и даже в виде прямых линий. Однако из рис. 3 и 4 видно, что при имеющемся числе точек возможно такое их взаимное расположение, когда нельзя провести разделяющие границы для отдельных фаз численности. Этот же результат мы уже получали при обсуждении рис. 3 и 4. Таким образом, гипотезу о «разделении трех точек на плоскости» приходится отклонить.

Анализ связи между оценками общей численности песцов и размерами сеголетков

До сих пор мы рассматривали совпадение направлений изменений численности песцов и размеров сеголетков, своеобразную качественную связь. Нельзя ли говорить о связи между значениями этих двух переменных? Для этого опять используем два вида оценок — результаты заготовок и оценки по суммирующим таблицам. Ранговая связь между этими двумя оценками численности $r_{Sp} = 0{,}607$, линейная связь $r_{xy} = 0{,}585$, $n = 7$. (Используются следующие обозначения: r_{Sp} — ранговый коэффициент корреляции Спирмэна, r_{xy} — линейный коэффициент корреляции, n — число сравниваемых пар чисел.) Соответствующие критические величины при уровне значимости 0,05 для ${}_{0,05}r_{Sp}=0{,}714$, для ${}_{0,05}r_{xy}=0{,}73$. Таким образом, связь между двумя оценками численности должна быть определена как положительная, но не значимая, даже на уровне 0,05. Взаимное расположение оценок численности (ранги численности) оказалось,

Таблица 3

Описание связи между размерами сеголетков и оценками общей численности песцов

Признак	Пол	Оценка численности				n
		по результатам заготовок		по суммирующим таблицам		
		r_{xy}	r_{Sp}	r_{xy}	r_{Sp}	
Кондилобазальная длина	♂♂	0,995 **	0,991 **	0,654	0,631	7
	♀♀	0,323	0,214	0,675	0,786 *	7
Вес тела	♂♂	0,839 *	0,600	0,650	0,886 *	6
	♀♀	0,884 *	0,771	0,805 *	0,943 *	6
Длина тела	♂♂	0,788	0,800	0,722	0,800	4
	♀♀	0,634	0,600	0,853	1,000 *	4

* Значимость на уровне 0,05.
** Значимость на уровне 0,01.

как и следовало ожидать, более повторяемым, более «надежным», чем их абсолютная величина.

Оценки связи между размерами сеголетков и общей численностью песцов даны в табл. 3. При оценке связи численности и длины тела значимость линейного коэффициента корреляции не могла быть определена ввиду малого n. Легко видеть, что для обоих полов по каждому признаку есть хоть одна значимая связь на уровне 0,05 или даже 0,01. Исключение составила длина тела самцов, по предположению автора, основанного на случаях достаточно больших r_{xy} и r_{Sp} из-за малого n. Отсюда можно заключить следующее.

Имеется достаточно высокая линейная (не говоря уже о ранговой) связь между параметрами тела сеголетков и общей численностью песцов. Сделав такое предположение, мы получаем как следствие отмеченный ранее феномен: синхронизацию направлений изменений средних размеров прибылых и численности хищников.

Примерная схема объяснения предположенной связи может быть описана в следующем виде. Если два года подряд было достаточное количество пищи, то самки, размножавшиеся на второй год, в период подготовки к этому размножению жили в благоприятных кормовых условиях; если только в один год (последний) было много пищи, то в период подготовки к гону —

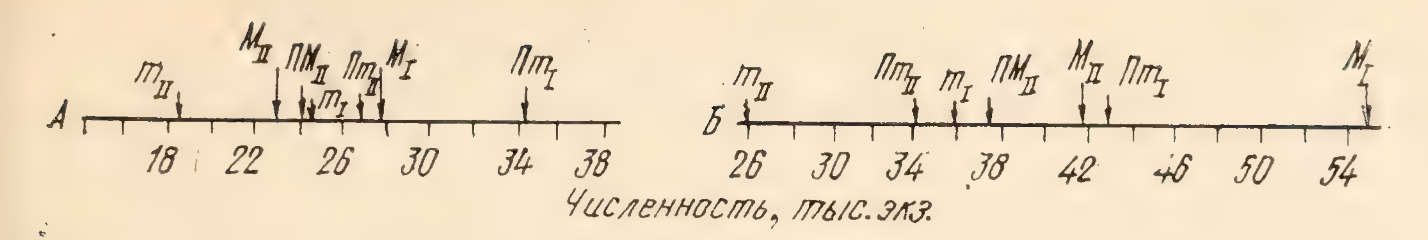


Рис. 5. Соотношение между фазами циклов и оценками численности (*А* — по результатам заготовок, *Б* — по суммирующим таблицам).
Условные обозначения те же, что на рис. 3.

неблагоприятных. Отсюда у прибылых в первом случае могут быть более крупные размеры, чем во втором, а во втором случае большие, чем при росте щенков в условиях малого количества мышевидных грызунов. С другой стороны, численность песцов будет большей при размножении в благоприятных кормовых условиях, чем при плохих и еще большей, если хорошие условия продолжаются два года (см., например, данные звероводства).

В какой-то степени большие значения коэффициентов корреляции в табл. 3 объясняются значительными пределами изменения одного из параметров — численности. (К конкретному случаю применена идея В. С. Смирнова.) С другой стороны, повторяемость эффекта у зверей обоего пола позволяет надеяться на существование этого явления в природе.

Связь между количеством песцов и фазой цикла их численности

Оценим связь между численностью и ее фазами. Ввиду наличия двух способов оценки численности получаем два соответствующих рис.— 5*А* и 5*Б*. Из рис. 5*А* видно, что между результатами заготовок и фазой цикла зависимости нет. На рис. 5*Б* фазы минимума и максимума занимают несоседние интервалы на оси оценок методом суммирующих таблиц. Между этими интервалами, где-то посередине, находятся случаи предмаксимума и предминимума, причем последние вклиниваются между сезонами минимума и максимума. Сравнивая это описание с расположением средних размеров самок на плоскости канонических осей, видим повторяемость расположений. Уже говорилось, что только при помощи второй канонической оси удалось отделить сезоны предминимума от минимума и максимума численности.

Таким образом, наличие размеров самок-сеголеток, специфических для фаз цикла численности, можно с какой-то погрешностью объяснить существованием тесной связи между размерами прибылых и численностью песцов, а также тем, что значения численности разных промысловых сезонов, но каждой фазы, занимают свой, специфический интервал, по крайней мере, для тех лет, которые были изучены.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В. Среда и рост животных.— В кн.: Рост животных. М., 1935, с. 326—366.

2. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматгиз, 1963. 496 с.

3. Бакеев Н. Н., Черникин Е. М., Шиляева Л. М. Хищные.— В кн.: Вопросы териологии. Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980, с. 80—83.

4. Гатри Р. Д. Влияние окружающей среды на размеры тела, «социальные» органы, параметры популяций и вымирание млекопитающих Берингии.— В кн.: Берингия в кайнозое. Материалы Всесоюзного симпозиума. Владивосток, 1976, с. 296—322.

5. Гласс Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 496 с.

6. Копеин К. И. Биология размножения горностая на Ямале.— В сб.: Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1965, с. 33—40.

7. Копеин К. И. Анализ возрастной структуры популяций горностая.— Труды МОИП, 1967, т. 25, с. 33—39.

8. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 292 с.

9. Раменский С. Е., Ефимов В. М. Весовые и размерные особенности песцов, добытых на двух участках территории Приобского Севера.— В кн.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979, с. 62—64.

10. Рыбцов С. Е. Исследование возможностей применения последовательного анализа для оценки численности песца.— В сб.: Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 75—87.

11. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале.— Труды Салехардского стационара Урал. фил. АН СССР, 1959, вып. 1, с. 220—238.

12. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников.— В сб.: Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1960, с. 97—112.

13. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Предпосылки к их совершенствованию и оценке точности результатов учета: Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1964, вып. 39. 88 с.

14. Чиркова А. Ф. Опыт массовой глазомерной оценки численности и «прогнозов урожая» песцов (1944—1949 гг.).— Труды ВНИО, 1955, вып. 14, с. 74—122.

15. Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Физматгиз, 1963. 214 с.

16. Шиляева Л. М. Значение промысловых проб в изучении популяций.— В кн.: Биологические проблемы Севера. VI симпозиум, вып. 1. Териология, орнитология, физиология животных: Тезисы докладов. Якутск, 1974, с. 40—43.

17. Шиляева Л. М. Изменчивость некоторых морфологических признаков у разных генераций *Alopex lagopus* L. (Carnivora).— В кн.: Первый международный конгресс по млекопитающим. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1974, т. 2, с. 342.

18. Eberhardt L. E., Hanson W. C. Long-distance movements of arctic foxes tagged in nothern Alaska.— Can. Field-Natur., 1978, vol. 92, N 4, p. 386—389.

19. Kurten B. Pleistocene Mammals of Europe.— In: Weidenfeld and Nicolson. London, 1968.

20. Rempe V. An illustration of the prinsipel ideas of MANOVA.— Biometrics, 1972, vol. 28, N 1, p. 235—238.

21. Scheffer V. B. Body size with relation to population density in mammals.— J. Mammalogy, 1955, vol. 36, N 4, p. 493—515.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. И. БЕЛЯЕВ

СТЕПЕНЬ СООТВЕТСТВИЯ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО И СТЕПЕННОГО УРАВНЕНИЙ ДЛЯ ОПИСАНИЯ РОСТА МОЛОДИ КАРПА В ДЛИНУ

Целенаправленность действий человека при выращивании молоди карпа в рыбоводных прудах очевидна, так как от правильного выполнения технологических мероприятий в значительной степени зависят и ожидаемые результаты роста сеголетков.

Для контроля за ростом молоди в период ее летнего выращивания обычно используют различные показатели, каждый из которых в определенной степени отражает ее биологическое состояние. Оценку общей динамики таких показателей во времени (длина, вес тела и т. д.) осуществляют с помощью интерполяционных уравнений регрессии. Наибольшей популярностью пользуются экспоненциальное уравнение С. Броди $y=Ae^{cx}$ (1) и степенное уравнение И. И. Шмальгаузена $y=Bx^{\alpha}$ (2) [8, 9].

Для характеристики группового роста параметры уравнений (1) и (2) вычисляют методом наименьших квадратов по средним значениям конкретных показателей — исходным данным типа C [10].

Неоспоримым достоинством уравнений (1) и (2) является простота их рабочих формул. Однако их ценность, как уравнений интерполяционных, различна. Линия регрессии уравнения (1) не проходит через начало координат (при $x=0$, $y\neq 0$), что не соответствует логической картине начала роста ($x=0$, $y=0$). Эта особенность позволяет думать, что уравнение (1) в меньшей мере, чем уравнение (2), пригодно для описания эмпирических (измеренных) данных по росту рыб и, в частности, молоди карпа. С другой стороны, хорошо известно, что при любом типе роста наиболее строгую оценку относительного прироста за линейную единицу времени дает удельная скорость роста — параметр C уравнения (1) [2—5]. Однако, если записать уравнение (2) в экспоненциальной форме: $y=Be^{\alpha \ln x}$, аналогичную оценку относительного прироста, но за логарифм линейной единицы времени, даст «удельная скорость роста» — параметр α уравнения (2), т. е. параметр α уравнения (2) может отвечать тем же требованиям, что и параметр C уравнения (1), если принять, что $\frac{dy}{dx}=Cy$ и соот-

№ пруда	№ облова			
	1	2	3	4
1	4,56±0,11	6,40±0,07	8,55±0,10	9,97±0,14
2	4,07±0,07	5,28±0,08	6,82±0,10	6,87±0,12
3	3,64±0,07	5,46±0,08	6,73±0,10	6,95±0,15
4	4,92±0,07	7,42±0,15	9,34±0,24	10,46±0,14
5	4,29±0,06	5,13±0,10	6,20±0,11	6,63±0,11
6	4,18±0,03	5,37±0,05	6,45±0,07	7,10±0,07
7	5,20±0,05	6,18±0,08	8,37±0,14	9,60±0,14
8	4,24±0,05	4,77±0,06	5,29±0,06	5,78±0,07
9	3,86±0,05	5,02±0,07	4,64±0,11	6,16±0,13
10	3,86±0,05	4,59±0,05	5,29±0,07	5,94±0,07
11	3,86±0,05	4,44±0,05	5,05±0,05	5,84±0,07

ветствует $dy/d(\ln x)=\alpha y$, где y — линейный размер, $x=t$ — линейная единица времени. Такая постановка вопроса, на наш взгляд, позволяет снять возможные возражения о пользе или правомочности сравнительной оценки качества аппроксимации уравнениями (1) и (2) исходных данных по росту молоди карпа, проведенной ниже. Последняя являлась основной задачей выполненной работы.

Материалом для работы послужили данные по росту молоди карпа в 11 выростных прудах двух рыбоводных хозяйств Свердловской обл. Рост молоди карпа в длину оценивался по результатам измерения рыб в пробах (25—50 шт. в пробе), отлавливаемых во всех прудах ежедекадно, в течение всего времени летнего выращивания сеголетков. Средние значения шести первых измерений длины тела у молоди всех прудов и были использованы в работе (табл. 1).

Для каждой из 11 серий средней длины тела методом наименьших квадратов вычислены параметры уравнений (1) и (2). Кроме того, вычисляли параметры уравнения (2), в котором значения параметров выражали как $\widehat{\alpha}'=\widehat{\alpha}/r$ и $\widehat{y}/\widehat{x}^{\widehat{\alpha}'}=\widehat{B}'$, где $\widehat{\alpha}$ — расчетный для уравнения (2) и конкретных исходных данных средний геометрический тангенс угла наклона большой оси эллипса рассеивания исходных точек (x, y) в логарифмической системе координат, r — коэффициент корреляции, $\widehat{y}$ и $\widehat{x}$ — средние геометрические значения длины тела и единиц измерения времени в геометрическом центре каждой из 11 рассмотренных фигур.

Расчет параметров $\widehat{\alpha}'$ и $\widehat{B}'$ для уравнения, подобного (2), проводился на основании некоторых присущих ему особенностей, не свойственных уравнению (2). По мнению В. С. Смирнова [7], линия регрессии с «исправленным» значением углового коэффициента в логарифмической системе координат совпадает с истинным

Таблица 1

обловах прудов, см

№ облова	
5	6
10,85±0,10	11,62±0,10
7,89±0,11	8,45±0,15
7,62±0,13	8,84±0,15
10,58±0,18	10,72±0,14
7,01±0,12	6,80±0,07
7,64±0,08	8,01±0,07
9,60±0,14	10,51±0,17
6,20±0,09	6,61±0,09
6,40±0,13	6,90±0,11
6,39±0,08	6,78±0,09
6,33±0,13	6,66±0,09

направлением главной оси эллипса рассеивания исходных точек, т. е. наклон линии свободен от погрешностей, обусловленных свойствами регрессионной модели. Рикер [6, 11] считает, что уравнение типа $y=\breve{B}'x^{\widehat{\alpha}'}$ (3) является уравнением ГС-функциональной связи переменных (x, y). Уравнение (3) обладает свойством, позволяющим осуществлять переход от уравнения линейного роста, например, к уравнению весового роста через уравнение, описывающее соотношение вес — длина. Возможность такого перехода проиллюстрирована на примере соотношения между длиной, весом тела и весом головного мозга у молоди карпа [1]. В связи со всем сказанным, аппроксимация исходных данных по динамике средней длины тела у молоди карпа разных прудов проведена по трем уравнениям.

По каждому из полученных уравнений и тем значениям единиц измерения времени, для которых имелись эмпирические (исходные) оценки средней длины тела молоди, были рассчитаны ожидаемые («теоретические») оценки средней длины тела. Разности между исходными и ожидаемыми оценками средней длины каждого момента времени измерения рыб в прудах нормировали по тем же ожидаемым оценкам средней длины и возводили в квадрат. Единичные значения квадратов нормированных разностей отдельных обловов одного пруда суммировали в соответствии с их принадлежностью к уравнениям, на основе которых они вычислялись. Далее, по суммам квадратов нормированных разностей для каждого пруда находили средние квадратические отклонения исходных средних значений длины тела от ожидаемых. Результаты проведенных вычислений помещены в табл. 2.

Для сравнения (по данным всех прудов) степени удаленности исходных значений средней длины тела молоди в каждом конкретном облове от ожидаемых, принадлежащих к определенному типу уравнения аппроксимации, одиночные значения квадратов нормированных разностей из одноименных обловов всех 11 прудов суммировали. На их основе вычислили средние квадратические отклонения (табл. 3).

В восьми случаях из одиннадцати (в прудах с 1 по 7 и 10, см. табл. 2) суммы квадратов нормированных разностей, полученные в результате использования экспоненциального уравнения (1), оказались намного выше аналогичных сумм, полученных при использовании уравнений (2) и (3). В двух случаях

Таблица 2[illegible]

Коэффициенты корреляции, суммы квадратов нормированных разностей и средние квадратические отклонения (%) исходной средней длины тела молоди карпа от ожидаемой в каждом из прудов

№ пруда	Уравнение	r	$\sum\left(\frac{\overline{y}-\widehat{y}}{\widehat{y}}\right)^2$	$\sqrt{\frac{\sum\left(\frac{\overline{y}-\widehat{y}}{\widehat{y}}\right)^2}{n-1}}$
1	1	0,954	573,69	10,71
	2	0,996	47,08	3,07
	3		47,18	3,07
2	1	0,953	350,02	8,37
	2	0,991	71,06	3,77
	3		71,55	3,78
3	1	0,937	590,91	10,87
	2	0,988	117,02	4,84
	3		117,76	4,85
4	1	0,884	1001,21	14,15
	2	0,973	252,30	7,10
	3		255,70	7,15
5	1	0,914	301,44	7,76
	2	0,978	80,26	4,01
	3		79,36	3,98
6	1	0,956	256,83	7,17
	2	0,998	11,07	1,49
	3		11,35	1,51
7	1	0,946	399,64	8,94
	2	0,980	155,25	5,57
	3		154,45	5,56
8	1	0,993	19,41	1,97
	2	0,990	29,12	2,41
	3		30,08	2,45
9	1	0,941	287,19	7,58
	2	0,940	258,80	7,19
	3		313,97	7,92
10	1	0,981	85,30	4,13
	2	0,996	16,72	1,83
	3		17,70	1,88

№ пруда	Уравнение	r	$\sum\left(\frac{\bar{y}-\widehat{y}}{\widehat{y}}\right)^2$	$\sqrt{\frac{\sum\left(\frac{\bar{y}-\widehat{y}}{\widehat{y}}\right)^2}{n-1}}$
11	1	0,987	56,74	3,37
	2	0,987	56,52	3,36
	3		57,55	3,39

Примечание. Тип уравнения аппроксимации (здесь и в табл. 3): 1 — $\widehat{y} = Ae^{cx}$; 2 — $y = Bx^{\alpha}$; 3 — $y = \widehat{B}^1 x^{\widehat{\alpha}^1}$.

(пруды 9 и 11) сравниваемые суммы были равны или отличались между собой незначительно. Полное соответствие находим при таком же сравнении средних квадратических отклонений исходных точек от линии регрессии. Таким образом, анализ цифрового материала табл. 2 показал, что для описания экспериментальных данных из трех использованных уравнений лучше подошли степенные уравнения (2) и (3). Из табл. 2 видно и то, что уравнения (2) и (3) сходно описали одни и те же экспериментальные данные по росту молоди карпа в длину. Действительно, суммы квадратов нормированных отклонений и средние квадратические отклонения одних и тех же исходных данных от вычисленных по (2) и (3) «теоретических» оценок в каждом конкретном случае практически не отличимы.

Как отмечено выше, исходные данные прудов 8, 9 и 11 описаны тремя уравнениями практически одинаково (см. табл. 2). При этом в восьмом пруду соответствие «теоретических» оценок исходным было самым высоким при описании динамики средней длины тела молоди карпа уравнением (1). Обращаясь к табл. 1, видим, что в прудах 8, 9, 11 молодь карпа в среднем росла хуже, чем в восьми других. Вероятно, при прочих равных условиях (длина временного ряда) степень соответствия «теоретических» оценок уравнения (1) исходным определяется длиной ряда исходных значений функции.

В табл. 3 приведены результаты оценки общей для всех прудов отклоняемости (по функции) исходных точек от расчетных линий регрессии разных уравнений каждого из шести измерений молоди карпа. В целом для всего ряда точек получено, что по отношению к экспоненте уравнения (1) максимально удаленными оказались крайние и центральные точки исходных данных. При аналогичном сравнении, по отношению к линиям регрессии степенных уравнений (2) и (3) наиболее удаленными, но значительно в меньшей мере, были центральные и крайние правые точки.

Таблица 3

Отклонение исходной средней длины тела молоди от ожидаемой в каждой из контрольных обловов (среднее для 11 прудов), выраженное в форме сумм квадратов нормированных разностей и средних квадратических отклонений

Показатель	Уравнение	Облов					
		1	2	3	4	5	6
$\sum\left(\frac{\bar{y}-\tilde{y}}{\tilde{y}}\right)^2$	1	1004,83*	289,78	1353,01	620,05	38,96	615,75
	2	89,63	200,36	445,20	163,22	48,78	148,02
	3	94,88	205,79	491,34	149,73	53,01	161,92
$\sqrt{\frac{\sum\left(\frac{\bar{y}-\tilde{y}}{y}\right)^2}{n-1}}$	1	10,02	5,38	11,63	7,87	1,97	7,85
	2	2,99	4,48	6,67	4,04	2,21	3,85
	3	3,08	4,54	7,01	3,87	2,30	4,02

* Сумма квадратов нормированных разностей для первого облова одиннадцати прудов, вычисленная по отдельным значениям квадратов нормированных разностей первого облова каждого пруда.

Как и следовало ожидать, удаленность точек от линий регрессии уравнения (2) была несколько ниже, чем тех же самых точек от линий регрессии уравнения (3). В среднем, для шести измерений, суммы квадратов нормированных отклонений уравнения (3) были больше соответствующих сумм уравнения (2) на 7,5 %. Характерных различий в отклонении разных точек от линий регрессии уравнений (2) и (3) не обнаружено. В связи с этим, принимая во внимание свойства (особенности) уравнения (3), отмеченные в начале работы, следует признать, что уравнение такого типа в полной мере может быть использовано для аппроксимации исходных данных роста молоди карпа в длину.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев В. И. Об использовании веса головного мозга в популяционных исследованиях молоди карпа.— Экология, 1979, № 5, с. 88—92.

2. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи современной биологии, 1966, т. 61, № 2, с. 274—293.

3. Винберг Г. Г. Общие закономерности роста животных.— В сб.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа, 1968, с. 45—59.

4. Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.— В сб.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 7—25.

5. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 293 с.

6. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

7. Смирнов В. С. Зависимость между двумя признаками и использование уравнений линейной регрессии.— Ж. общ. биол., 1971, т. 32, № 6, с. 693—698.

8. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В сб.: Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935, с. 8—60.
9. Brody S. Bioenergetics and growth: With special reference to the efficiency complex in domestic animals. N.Y. Hafner, 1945. 1023 p.
10. Richards O. W., Kavanagh A. J. The analysis of growing form.— In.: Essayes of growth and form. Oxford Univ. Press., 1945, p. 188—229.
11. Ricker W. E. Linear regressions in fishery research.— J. Fish. Res. Board Can., 1973, vol. 30, N 3, p. 409—434.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. И. БЕЛЯЕВ

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ДЛИНОЙ И ВЕСОМ ТЕЛА В ОНТОГЕНЕЗЕ МОЛОДИ КАРПА

Известно, что взаимосвязь между длиной и весом тела рыб может быть достаточно строго описана уравнением простой аллометрии $y = Bx^{\alpha}$ (1). Значения коэффициентов α и B обычно вычисляют методом наименьших квадратов по измеренным длине и весу тела рыб и классифицируют в соответствии с характером использованных данных [4, 7]. При этом в ряде случаев значения α и B серии кривых разных проб рыб оказываются не одинаковыми.

Со времени введения Фультоном [6] так называемого «коэффициента упитанности» $B = y/x^{\alpha}$ (2), где y — вес тела, x — длина тела рыб, $\alpha = 3$, и сейчас обсуждается, при каком из трех значений экспонента наиболее рационально практически использовать уравнение (1): $\alpha = 3$; $\alpha < 3$; $\alpha > 3$ [1—3]. С другой стороны, остается открытым вопрос о биологическом толковании и практическом использовании расчетного значения коэффициента B уравнения (1) [4, с. 111—114].

В целом использование уравнения (1), а также соотношения (2) в различных его вариантах преследует одну цель — отражение биологического состояния рыб, регистрируемого разными показателями в разные моменты времени их роста.

В предлагаемой работе мы попытались оценить различия в соотношении длины и веса тела у молоди карпа разных выростных прудов на различных по времени отрезках летнего роста молоди. Для этого использованы свойства регрессионной модели и набор расчетных значений коэффициентов α и B уравнения (1), вычисленных по измеренным значениям длины и веса тела молоди одной конкретной пробы.

В работе принято, что в исходной пробе при $r \approx 1$, где r — значение коэффициента корреляции точек (x, y) отдельных особей к расчетной линии регрессии, у тех мелких и крупных рыб, точки (x, y) которых совпадают с расчетной линией регрессии, соотношение между длиной и весом тела одно и то же.

Работа выполнена по материалам наблюдений за ростом молоди карпа в четырех выростных прудах — Билейском рыбопитомнике Богдановичского района (пруды В-1 и В-4, 1975 г.) и колхозе им. В. И. Ленина Талицкого района (пруды В-1 и

В-2, 1977 г.), расположенных на территории Свердловской обл.

Первое из рассматриваемых здесь свойств линии регрессии, построенной по конкретной совокупности исходных данных (измеренным длине и весу тела пробы рыб), как известно, заключается в том, что сумма отклонений первой степени (по функции) всех точек, каждая из которых соответствует паре (x, y) от линии регрессии, равна нулю [5]. Если для всех измеренных значений (x) исходной пробы молоди карпа по расчетным для этой пробы $\widehat{\alpha}$ и $\widehat{B}$ уравнения (1) найти величины (y') точек (x, y'), расположенных на самой регрессии, среднее их значение $(\overline{y}^1)$ оказывается практически равным среднему арифметическому $(\overline{y})$ этой пробы: $\overline{y}' \approx \overline{y}$ (3).

Угол наклона линии регрессии (в логарифмической системе координат), параметры которой вычислены методом наименьших квадратов, в силу известных свойств регрессионной модели обычно несколько меньше угла наклона главной оси эллипса рассеивания исходных точек [5]. Это свойство линии регрессии служит едва ли не самым убедительным аргументом в пользу существующего мнения, согласно которому экстраполировать линию регрессии за пределы интервала измеренных значений аргумента не рекомендуется. Однако при значении коэффициентов корреляции (r), равных единице, нет оснований считать, что соответствующие линии регрессии не совпадают с направлением линий рассеивания точек. Следовательно, нет сомнений, что экстраполированные за интервалы измеренных значений аргумента такие линии регрессии будут отражать какое-то другое соотношение аргумента и функции, а не то, которое установлено для интервалов измеренных значений переменных.

Из другого свойства линии регрессии следует, что для любой из ее точек (x, y') выполняется соотношение $y'/x^{\alpha} = \widehat{B}$ (4). При этом, соотношение (4) выполняется не только на интервале значений аргумента пробы рыб, для которой построена линия регрессии, но и на интервале $0 \leqslant x \leqslant \infty$. Вычислив «коэффициент упитанности» (B') для каждой рыбы в анализируемой пробе по расчетному $\widehat{\alpha}$ [1], в среднем для всех особей получим $\overline{B'} = \widehat{B}$ (5), т. е. среднее арифметическое значение «коэффициента упитанности» $(\overline{B}')$ рыб исходной пробы равно среднему геометрическому $(\widehat{B})$ коэффициенту пропорциональности длины (x) и веса тела (y) рыб этой пробы, вычисленному методом наименьших квадратов.

Предположим, что для измеренных значений (x, y) тех же признаков у каких-то других, более мелких или более крупных рыб, не входящих в исходную совокупность (для отдельных особей или в среднем для группы особей) выполняется соотношение

$$\frac{\sum\left(\frac{y_i}{x_i^{\widehat{\alpha}}}\right)}{n_i} = \overline{B}' = \widehat{B}, \qquad (6)$$

где $\breve{\alpha}$ и $\breve{B}$ — расчетные значения параметров уравнения (1) исходной пробы. В этом случае мы вправе утверждать, что пропорциональность между длиной и весом тела у рыб такая, как в исходной пробе, если принято, что в исходной пробе при $r=1$ у тех мелких и крупных рыб, точки (x, y) которых совпадают с расчетной линией регрессии, соотношение длины и веса тела одно.

В качестве эталонной, для сравнения со всеми другими, выбрана первая проба молоди карпа третьего пруда (*В*-1, 1977 г., см. табл. 1). Параметры уравнения (1): $\breve{\alpha}=3{,}013\pm0{,}149$; $\breve{B}=$ $=26{,}817\pm11{,}079$ (значение $\breve{B}$ умножено на 1000), вычислены методом наименьших квадратов. Близкое к единице значение коэффициента корреляции ($r=0{,}974$) позволило предположить, что угол наклона (в логарифмической системе координат) расчетной линии регрессии практически соответствует углу наклона главной оси эллипса рассеивания точек (x, y). В связи с этим принято (как и для интервала значений аргумента эталонной пробы), что расчетные значения y' точек (x, y') экстраполированного участка линии регрессии эталонной пробы на интервале длины тела от 5,6 до 12,4 см практически соответствуют значениям (y') точек (x, y'), которые находились бы на соответствующим образом экстраполированном участке главной оси эллипса рассеивания точек этой пробы, при тех же значениях (x).

Вычисления проведены в два этапа. Вначале по измеренной длине тела (x) сеголетков всех проб и уравнению (1) с $\breve{\alpha}$- и $\breve{B}$-эталонной пробы молоди вычислен теоретический вес тела (ТВТ, или y'), т. е. такой вес тела, при котором точки (x, y') отдельных особей всех проб расположены на принятой за основу линии регрессии эталонной пробы. Затем по измеренным длине и весу тела отдельных особей, $\breve{\alpha}$ эталонной пробы и соотношению (2) для каждой из проб молоди карпа вычислен средний арифметический «коэффициент упитанности» $(\overline{B}^{I})$.

Среднее арифметическое значение теоретического веса тела $(\overline{y}')$ каждой пробы сеголетков сравнивалось со средним арифметическим весом тела, вычисленным для той же пробы сеголетков по результатам взвешивания рыб. Если выполнялось условие (3), т. е. $\overline{y}-\overline{y}'\approx0$, у рыб разных проб соотношение между длиной и весом тела в среднем было таким же, как у сеголетков первой пробы третьего пруда. Иное по сравнению с эталонной пробой соотношение между длиной и весом тела у молоди любой из проб оценивалось величиной разности между средними $(\overline{y}-\overline{y}')$, положительной или отрицательной. Сравнением $\overline{B}'$ разных проб с $\overline{B}'$ эталонной пробы по критерию *t* Стьюдента оценивалась значимость получаемых разностей $(\overline{y}-\overline{y}')$, т. е. значимость изменения соотношения между длиной и весом тела у молоди в пробах, по сравнению с эталонной.

Таблица 1

Длина тела (l), вес тела (Q), теоретический вес тела (ТВТ), коэффициент упитанности (B') в пробах молоди карпа разных прудов

№ пруда	Показатель	Облов 1	2	3	4	5	6	7
1 В-1 1975 г	l, см	5,11±0,08	6,08±0,14	8,37±0,21	9,72±0,21	9,46±0,22	10,51±0,17	10,08±0,12
	Q, г	3,83±0,18	7,46±0,56	20,50±1,54	31,17±1,975	27,51±1,99	37,30±1,69	20,56±1,03
	ТВТ, г	3,74±0,18	6,50±0,46	17,05±1,31	26,42±1,69	24,52±1,81	32,79±1,48	28,99±1,12
	B'*	27,51∓0,28	30,50±0,31	32,36±0,36	31,68±0,35	30,26±0,28	29,67±0,97	27,57±0,25
	n	31	32	30	30	30	30	59
2 В-4 1975 г.	l, см	4,56±0,11	6,25±0,09	8,19±0,11	9,93±0,18	10,92±0,15	11,62±0,10	11,405±0,12
	Q, г	2,695±0,21	8,59±0,38	19,67±0,85	34,23±1,99	44,15±1,80	50,51±1,47	43,94±1,305
	ТВТ, г	2,64∓0,21	6,81±0,31	15,44±0,61	27,83±1,45	36,60±1,43	43,74±1,19	41,77±1,21
	B'	27,36±0,52	33,695±0,37	34,06±0,32	32,73∓0,45	32,30±0,34	30,97±0,33	28,88±0,24
	n	11	31	39	30	31	30	6
3 В-1 1977 г.	l, см	4,92±0,07	7,42±0,15	9,34±0,24	10,46±0,14	10,58±0,18	10,71±0,14	10,72±0,17
	Q, г	3,31±0,155	11,86±0,72	22,89±1,78	32,33±1,45	31,42±1,69	33,27±1,39	33,70±1,65
	ТВТ, г	3,30±0,15	11,54±0,655	23,55±1,71	32,01±1,31	33,44±1,74	34,44±1,37	34,74±1,72
	B'	26,85±0,28	27,38±0,33	25,87±0,33	26,94±0,32	25,18±0,22	25,90±0,25	26,08±0,235
	n	25	25	25	25	26	25	25
4 В-2 1977 г.	l, см	4,29±0,06	5,13±0,10	6,20±0,11	6,63±0,11	7,01±0,12	6,80±0,07	6,76±0,11
	Q, г	2,02±0,10	3,57±0,21	6,41±0,36	8,07±0,425	9,39±0,52	8,42±0,31	8,66±0,43
	ТВТ, г	2,19±0,10	3,79±0,21	6,71±0,39	8,17±0,41	9,68±0,53	8,73±0,29	8,66±0,44
	B'	24,61±0,29	25,20±0,29	25,69±0,25	26,44±0,275	26,05±0,34	25,83±0,35	26,88±0,31
	n	25	25	25	25	25	24	25

* Значение коэффициента B' умножено на 1000.

Таблица 2

Разности (Р) между средними значениями измеренного и теоретически вычисленного веса тела и их достоверность (*t*-критерий Стьюдента) в пробах молоди карпа разных прудов

№ пруда	Показатель	Облов						
		1	2	3	4	5	6	7
1	Р, г	+0,09	+0,96	+3,45	+4,75	+2,99	+4,51	+0,57
	t	+1,68	+8,51	+12,01	+10,79	+8,57	+2,79	+1,91
2	Р, г	+0,055	+1,73	+4,23	+6,4	+7,55	+6,77	+2,17
	t	+0,85	+14,67	+16,69	+11,12	+12,38	+9,43	+3,82
3	Р, г	+0,01	+0,32	—0,66	+0,22	—2,02	—1,17	—1,04
	t	0	+1,20	—2,26	+0,22	—4,66	—2,51	—2,07
4	Р, г	—0,17	—0,22	—0,40	—0,10	—0,29	—0,31	%
	t	—5,48	—4,05	—3,08	—1,04	—1,81	—2,24	+0,06

Примечание; (+) — среднее значение измеренного веса тела больше, чем ожидаемого, теоретически вычисленного, (—) означает обратное.

Изложив суть методического приема предварительной обработки материалов исследований, проведем их анализ. В табл. 1 даны средние значения длины и веса тела сеголетков карпа в промежуточных обловах прудов. Ниже помещены средние значения теоретического веса тела и коэффициента упитанности $\overline{B}'$. Значения двух последних показателей получены в результате использования расчетных $\breve{\alpha}$ и $\breve{B}$ первой пробы молоди третьего пруда, для которой соотношение длины и веса тела у рыб по уравнению (1) условно принято «стандартным». При окончательном облове прудов возраст сеголетков карпа, с момента их выклева из икры составлял 90—95 дней.

Разности между средним измеренным весом тела сеголетков в обловах прудов и теоретическим весом тела приведены в табл. 2 (верхний ряд данных). Значения *t* — критерия Стъюдента, отражают результат сравнения величин коэффициентов $\overline{B}'$ проб сеголетков каждого облова всех прудов с коэффициентом $\overline{B}'$ «стандартной» пробы молоди. Мы видим, что у молоди первого облова первого и второго прудов разности положительны, но не достоверны. Разность первой пробы молоди четвертого пруда отрицательна (различие по $\overline{B}'$ достоверно), т. е. у молоди этой пробы в процессе роста, предшествующего этому облову, сформировалось более прогонистое тело, чем было у молоди первого облова всех других прудов.

По мере роста рыб в прудах в первой половине лета разности между средним измеренным и средним ТВТ в пробах первых двух прудов увеличивались (см. табл. 2). Так, в четвертом облове

первого пруда разность возросла до +4,75 г, в пробе молоди пятого облова второго пруда — до +7,55 г. В последующих обловах этих прудов разности были меньше. И в окончательном, седьмом, облове первого пруда оказалось, что при разности +0,57 г сеголетки по соотношению длины и веса тела не отличались от рыб первого облова трех первых прудов. В окончательном облове второго пруда, по сравнению с обловами середины лета, величина разности снизилась. Но, в отличие от рыб первой пробы, в седьмой сеголетки были «тяжелее» (на +2,17 г) или, выражаясь языком рыбоводов, «упитаннее» (различия по $\overline{B}'$ достоверны, см. табл. 2).

Интересно складывалась динамика соотношения длины и веса тела у молоди четвертого пруда. Теоретический вес тела у сеголетков в этом пруду в шести первых обловах был выше, чем измеренный. Различие значений $\overline{B}'$ в пробах и «стандартной» величиной этого коэффициента от облова к облову сглаживалось. В результате, в седьмом облове соотношение длины и веса тела у сеголетков стало таким же, какое у рыб «стандартной» пробы первого облова третьего пруда.

Таким образом, в окончательном облове у молоди первого и четвертого прудов соотношение между длиной и весом тела оказалось таким, какое отмечено у рыб первого облова трех первых прудов. Во втором пруду в период осеннего облова на единицу длины тела у рыб приходился большой вес $t = +3{,}82$; $p > 0{,}999$). Самые крупные по длине и весу тела сеголетки третьего пруда в окончательном облове были и самыми прогонистыми по сравнению с рыбами других прудов.

На фоне снижения величины разностей между измеренным весом тела и ТВТ, в седьмом облове первого и второго прудов отмечено уменьшение средней длины тела сеголетков и их среднего веса тела (см. табл. 1). По сравнению с предыдущим, шестым, обловом средняя длина сеголетков седьмого облова первого пруда снизилась на 4,1 %, средний вес тела на 20,8 %. Для второго пруда эти величины составили 1,85 и 13,0 % соответственно. Очевидно, причиной снижения величины разности между измеренным и ТВТ явилось не столько уменьшение длины тела сеголетков, сколько более существенное снижение к этому периоду веса их тела. Вероятно, можно предположить, что по отношению к длине тела значительное увеличение веса тела у молоди в летнее время было обусловлено высокой кормовой активностью рыб, а также, по-видимому, обводнением тканей тела рыб в период высоких летних температур среды обитания.

Как видно из табл. 2, в третьем и четвертом прудах рыбоводного хозяйства Талицкого района в большей части контрольных обловов ТВТ молоди карпа в пробах был несколько выше, чем измеренный вес тела. В прудах Билейского рыбопитомника наблюдалось обратное явление. На наш взгляд, разную дина-

мику соотношения веса тела и его длины у сеголетков карпа двух районов, где проводились наблюдения за их ростом, следует объяснять расхождением в комплексе факторов, определявших условия выращивания молоди. Однако анализ условий роста молоди не входил в задачи этой работы.

Здесь мы попытались показать, каким способом, используя уравнение (1), можно оценить изменения в соотношении между длиной и весом тела у молоди карпа на любых временных интервалах ее роста в рыбоводных прудах. Предлагаемые приемы вычислений позволяют определить реальную величину «избыточного» веса молоди и тем самым количественно оценить воздействие условий, в которых протекал рост молоди карпа (гидрологический режим, плотность посадки, количество и качество кормов). Поскольку карп — основной объект промышленного разведения, вопросы экономической оценки тех или иных мероприятий, направленных на повышение продуктивности, неизбежно должны рассматриваться в связи с реальным эффектом, выраженным в абсолютных, а не в относительных величинах показателя, каким в первую очередь и является изменение массы тела на фоне изменений его линейных характеристик.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аббасов Г. С., Поляков Г. Д. Оценка условий питания и биологического состояния стада рыб с помощью коэффициента упитанности.— Вопросы ихтиологии, 1978, т. 18, № 3(110), с. 444—459.

2. Винберг Г. Г. Общие закономерности роста животных.— В сб.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа, 1968, с. 45—59.

3. Константинов А. С. Вес животных как функция их линейных размеров.— Ж. общ. биол., 1969, т. 30, № 3, с. 265—272.

4. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 293 с.

5. Смирнов В. С. Зависимость между двумя признаками и использование уравнений линейной регрессии.— Ж. общ. биол., 1971, т. 32, № 6, стр. 693—698.

6. Fulton F. W. The sovereignhy of the sea. Edinburgh; London, 1911. 799 p.

7. Richards O. W., Kavanagh A. I. The analysis of growing form.— In: Essayes of growth and form. Oxford Univ. Press., 1945, p. 188—229.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ · 1983

В. С. БЕЗЕЛЬ, Ю. Г. АНДРИЯШКИН,
М. Н. КОРШУН, В. А. СКРИПНИК

К ВОПРОСУ ОЦЕНКИ ПОСЛЕДСТВИЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРОМЫШЛЕННЫМИ ВЫБРОСАМИ РТУТИ

В настоящее время широко обсуждается возможность количественного выражения экологического ущерба, обусловленного техногенным загрязнением окружающей природной среды. Проблема приобретает особую остроту в связи с необходимостью обоснованного выбора мест расположения производственных мощностей различных промышленных и сельскохозяйственных производств, являющихся источниками такого загрязнения. Однако для того чтобы предусмотреть и сравнить возможные варианты ожидаемых экологических последствий, необходимы адекватные методы прогнозирования, которые, с одной стороны, обобщали и приводили бы в систему ту обильную, часто противоречивую информацию, которой мы располагаем по обмену загрязнителей во внешней среде и их токсическому действию, с другой — имели бы несомненную прогностическую значимость, позволяющую количественно оценить возможные экологические сдвиги. Подобная задача решается в настоящее время методами математического моделирования.

Сложность проблемы в многокомпонентности, взаимосвязи и взаимообусловленности функционирования отдельных звеньев наземных и водных систем; в многообразии и неоднозначности токсических проявлений на различных уровнях организации экосистем, а также в отсутствии единых критериев оценки экологического ущерба [1].

В настоящей статье рассмотрено влияние промышленных выбросов ртути в атмосферу и водоемы на водные экосистемы.

---

[1] Даже само понятие экологического ущерба допускает неоднозначное толкование. В качестве такого обобщенного показателя можно говорить о снижении продуктивности отдельных звеньев или экосистемы в целом, об изменении видового состава или численности растительных или животных объектов и т. д. Известны также попытки стоимостного выражения экологического ущерба.

Обсуждается также возможность количественного, в том числе стоимостного, выражения экологического ущерба, вызванного данным загрязнением.

Обмен и трансформация ртути в абиотических компонентах экосистем

Обмен неорганической ртути в природных экосистемах включает взаимные потоки металлической и ионной форм этого элемента между атмосферой, почвой и водоемом. Постоянным источником неорганической ртути в этом цикле является ртуть, входящая в состав основных почвообразующих пород главным образом в виде различных модификаций сульфида (Hg — киноварь). Соединения этого типа обладают низкой растворимостью, однако в почвенных условиях в присутствии кислорода и влаги возможно их окисление до ионной формы.

Ионная ртуть Hg^{2+}, занимающая центральное место в этом цикле, пополняется также за счет окисления паров металлической ртути. Процесс этот наиболее интенсивен в аэробных условиях в присутствии влаги (дождевые капли, туман). Состояние динамического равновесия в системе поддерживается обратными процессами восстановления ионной ртути до металлической или образования сульфидных соединений. Эти процессы, протекающие в анаэробных условиях с обязательным участием бактериальной флоры, могут рассматриваться как процессы детоксикации, в результате которых более токсичное соединение ртути (Hg^{2+}) переходит в менее токсичную (Hg^0) или труднорастворимую (HgS) формы [2, 47].

Математическое моделирование сложных химических циклов обмена и трансформации ртути неизбежно связано со значительным упрощением реальной картины. При формулировке математической модели мы исходили из следующего:

1. Модель включает три основных блока: атмосферу, почву, водоем. Взаимные потоки ртути между блоками имитируют процессы обмена неорганических форм элемента (Hg^{2+}, Hg^0). Процессы метилирования ртути (в том числе биотрансформации), приводящие к взаимным переходам органических форм ртути в неорганические и обратно, носят локальный характер, ограничиваются рамками выделенных блоков и не рассматриваются нами (метилирование в почвенном слое, в донных отложениях и обратные процессы).

2. При отсутствии антропогенных источников загрязнения содержание ртути в атмосфере, почве и водоеме определяется ее естественным поступлением из глубинных слоев почвы. Согласно этому, будем рассматривать два района, полностью аналогичных по природно-климатическим и ландшафтным условиям. В первом единственным источником ртути является ее естественное поступление из почвы (контрольный район); во

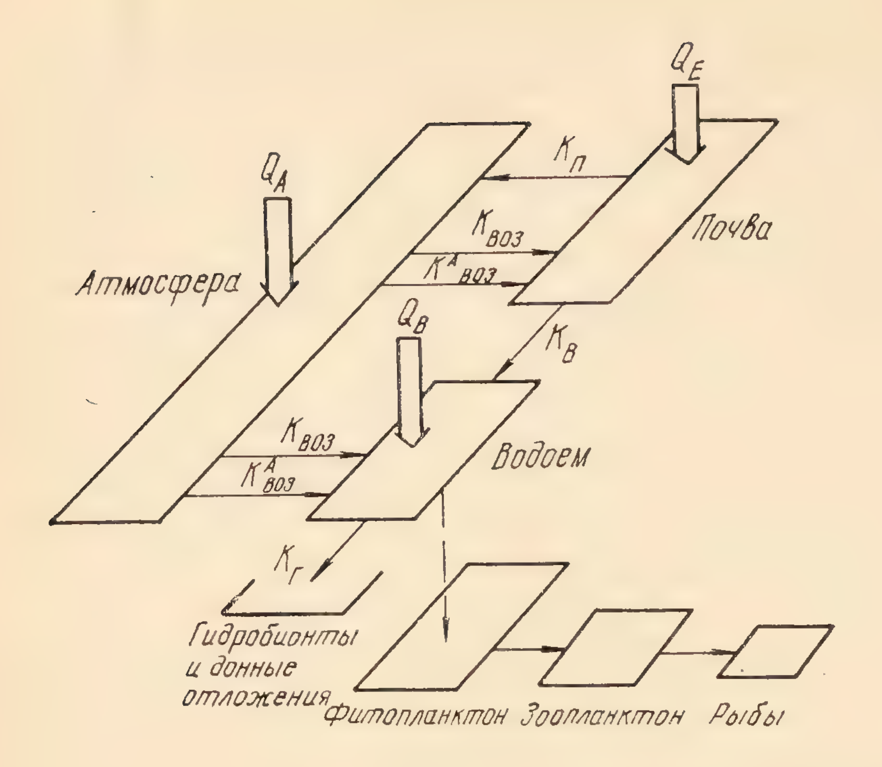
втором присутствуют также антропогенные источники в виде промышленных выбросов ртути в атмосферу или стоков в водоем. Предполагается, что комплекс природно-климатических и ландшафтных свойств районов целиком определяет скорость обменных процессов независимо от количества поступающей ртути и ее происхождения. Исключение составляет лишь скорость осаждения аэрозольной фракции ртути в воздухе.

3. Источником ртути в атмосфере контрольного и загрязненного районов является испарение ее с земной поверхности. В загрязненном районе, кроме того, имеет место постоянное или меняющееся во времени поступление антропогенной ртути. Процессы седиментации аэрозольной фракции Hg и конденсации ее паров ведут к постоянному очищению атмосферы.

4. Кроме упомянутых выше процессов поступления в почву естественной ртути и поверхностного поступления ее из воздуха, баланс ртути в почве определяется обратными процессами испарения в атмосферу и вымывания ее из почвы поверхностными и почвенными водами. При этом не учитывается вынос ртути в растительный покров, поскольку в естественных экосистемах существующий цикл обмена органических и неорганических веществ обеспечивает полный возврат ртути в почву.

5. Центральное место в модели занимает водоем. Мы не располагаем данными о физико-химической форме ртути, поступающей в водоем с поверхностными и почвенными водами. Экспериментально лишь установлено, что в воде водоемов, как правило, не удается выделить органическую ртуть [9]. В то же время в основных гидробионтах водоема и его донных отложениях процент органической ртути значителен [29, 34, 37]. Это позволяет предположить наличие в отдельных компонентах водоема локальных циклов метилирования. Особое значение в распределении ртути по элементам водоема имеют донные отложения. По данным различных авторов, от 50 до 97 % всей ртути, поступающей в водоем, связывается с донными отложениями. Распределение ртути в водных грунтах в значительной мере определяется содержанием в них органического вещества и гранулометрическим составом. Так, в тонкодисперсных илистых отложениях мезотрофных озер содержание ртути достигает 15 мг/кг и выше [22]. Характерная особенность донных седиментов — интенсивное метилирование ртути, приводящее к образованию монометилртути. Ряд авторов подчеркивает также наличие в седиментах обратных процессов разложения метилртути до неорганической формы. Так, в песочных грунтах, по оценке Сандби [42], в течение 25 суток распадается около 80 % органической ртути. За это же время в илистых, богатых органикой грунтах процесс протекает лишь на 14 %.

Поскольку мы ограничиваемся рассмотрением непроточного водоема, исключая возможные поверхностные или подземные выносы ртути за его пределы, донные отложения водоема и ги-



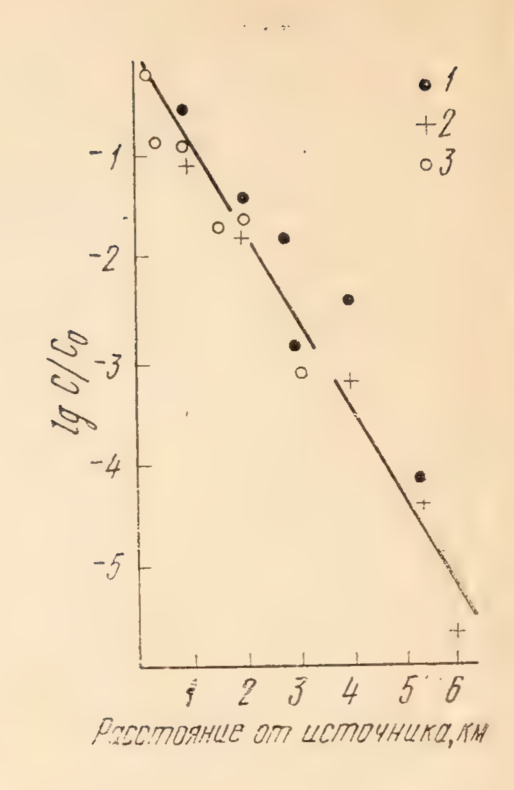


Рис. 1. Блок-схема модели обмена ртути.

Рис. 2. Изменение концентрации ртути в воздухе (*1, 3*) [19] и почве (*2*) [11] по мере удаления от источника антропогенных выбросов.

дробионты в нашем временном масштабе (десятки лет) могут быть приняты в качестве необратимого депо ртути.

На рис. 1 представлена общая блок-схема модели обмена ртути в абиотических компонентах экосистемы. Система линейных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами, описывающая эту модель, имеет вид

$$\frac{dC_{воз}}{dt}=a\ln 10\, C_п \Phi h_п k_п - k^a_{воз}\bar{C}^a_{воз} - k_{воз}C^0_{воз}, \qquad (1)$$

$$\frac{dC_п}{dt}=\frac{k_{воз}C^0_{воз}+k^a_{воз}C^a_{воз}}{a\ln 10 h_п} - (k_п+k_в)\, C_п + Q_E\,, \qquad (2)$$

$$\frac{dC_в}{dt}=\frac{k_{воз}C^0_{воз}+k^a_{воз}C^a_{воз}}{a\ln 10 h_в} + \frac{\Phi}{1+\Phi}C_п\frac{h_п}{h_в}\,k_в - k_Г\, C_в + Q_В\,. \qquad (3)$$

Здесь $C^0_{воз}$ — фоновая концентрация ртути в контрольном районе при отсутствии антропогенных источников. $C_п$ и $C_в$ — содержание ртути в почве, г/см^3, и водоеме, г/м^3, соответственно, $C_{воз}$ — концентрация ртути в воздухе за счет антропогенных выбросов; $k_{воз}$ и $k^a_{воз}$ — скорости осаждения на поверхность земли ртути естественного и антропогенного происхождения, 1/нед.; $k_п$ — скорость испарения ртути с земной поверхности, 1/нед.; $k_Г$ — скорость вымывания ртути из почвы почвенными и поверхностными водами; $k_Г$ — скорость очищения водоема от ртути за счет естественных процессов фиксации ее гидробионтами и сорбции донными отложениями водоема, 1/нед.; $h_п$ — глубина слоя почвы, в котором задерживается максимальное количество ртути, м; $h_в$ — средняя глубина водоема, м; Φ — параметр, равный доле суши в рассматриваемом регионе; Q_E — скорость восполнения

ртути в почвенном слое за счет поступления естественной ртути г/см³·нед; Q_B — поступление антропогенной ртути в водоем, г/м³·нед.

Остановимся подробнее на оценке параметров, входящих в систему уравнений (1) — (3).

1. В отсутствие антропогенных источников основное количество ртути в воздухе находится в виде паров. Подробное исследование высотного распределения этих паров позволило оценить значение параметра $a = 5-6 \cdot 10^{-4}$ 1/м и скорости осаждения ртути на поверхность $k_{воз} = 1,4$ 1/нед. [1]. В условиях промышленных выбросов ртути высокая концентрация аэрозольных частиц и их химическая активность создают условия существования паров ртути, значительно отличающиеся от условий чистой атмосферы [1, 8]. При стационарном равновесии между паровой и аэрозольной фракциями антропогенной ртути в воздухе время жизни ее в атмосфере примерно в два раза больше, и скорость осаждения $k^a_{воз}$ может быть принята равной 0,7 1/нед.

2. Кислотно-щелочные условия в почвенной среде могут влиять на физико-химическое состояние элемента, определяя тем самым прочность сорбции ртути почвенными структурами. Многочисленные природные органические соединения, являющиеся продуктами распада отмирающей и разлагающейся биомассы, образуют с ртутью комплексные соединения, способствующие прочной фиксации (при образовании нерастворимых соединений) либо увеличивающие подвижность в почвах ее растворимых комплексов. Таким образом, параметры $k_п$ и $k_в$ нашей модели полностью определяются типом почвы и природными условиями региона. Поскольку в стационарном состоянии потоки ртути между блоками модели должны быть взаимно скомпенсированы ($dC_{воз}/dt = 0$), то по известному содержанию ртути в воздухе и почве контрольного района из уравнения (1) можно оценить параметр $k_п$. В стационарном состоянии, кроме потоков ртути с поверхности земли в атмосферу и обратно, постоянно происходит вымывание ртути почвенными и поверхностными водами. Характеризующая этот процесс скорость вымывания ртути $k_в$ также определяется почвенными условиями и, по оценкам Б. П. Абрамовского и соавторов [1], близка к $5 \cdot 10^{-5}$ 1/нед.

3. Условие стационарности для почвы ($dC_п/dt = 0$) при отсутствии антропогенных источников ртути позволяет оценить уровень постоянного естественного поступления ртути в почву Q_E.

4. Примем, что основное количество ртути в почве сосредоточено в поверхностном слое глубиной до 20 см [30].

5. Водоем является конечным звеном процессов миграции и транспорта ртути. Прочная фиксация ртути гидробионтами и, главным образом донными отложениями, приводит к практически необратимому захоронению ртути, поступающей в водоем с почвенными и поверхностными водами и из атмосферы. Скорость

сорбции ртути всеми видами гидробионтов и донными отложениями $k_Г$ может быть оценена по данным контрольного водоема из условия стационарности ($dC_в/dt=0$).

6. Содержание ртути в выбросах тепловых электростанций, химических и металлургических предприятий было исследовано рядом авторов [10, 11, 19]. Показано, что количество ртути в сечениях факела убывает с расстоянием R от источника по закону

$$C^a_{воз}=C_0 \exp(-\mu R), \quad (4)$$

где μ — некоторый параметр, зависящий от ряда метеорологических условий, дисперсности выбрасываемой ртути и т. д. Экспериментальные данные [10, 11, 19] по содержанию ртути в воздухе и почве на различном расстоянии от источника антропогенных выбросов представлены на рис. 2. Параметр μ по этим данным равен 0,0008 1/м. Будем считать в дальнейшем, что отмеченное экспоненциальное снижение концентрации ртути в воздухе относится примерно к 10 % общего количества ртути, выбрасываемой в атмосферу и осаждающейся на земную поверхность на расстоянии до 15 км [10, 43]. Остальное количество выбрасываемой ртути осаждается за пределами этой зоны и должно быть отнесено к глобальному загрязнению атмосферы.

Усредненная концентрация антропогенной ртути в воздухе рассматриваемого региона может быть определена следующим образом:

$$\overline{C}^a_{воз}=\frac{f\cdot B\cdot a}{k^a_{воз}\cdot S}, \quad (5)$$

где B — мощность атмосферных промышленных выбросов ртути, кг/неделя; f — параметр, определяющий долю ртути, осаждающейся в рассматриваемом регионе; S — общая площадь региона, равная $7\cdot 10^8$ м^2.

Таким образом, по известным уровням ртути в контрольном районе и данным о мощности выбросов ртути могут быть определены все необходимые параметры математической модели обмена ртути в абиотических компонентах экосистемы. Используя систему уравнений (1)—(5), можно прогнозировать возможные уровни ртути в атмосфере, почве и водоеме при различных мощностях промышленных выбросов ртути и различной длительности подобного загрязнения.

Реакция биологических компонент экосистемы на повышенные уровни ртути

Данные по загрязнению воздуха, почвы и водоема ртутью еще не адекватны общей реакции экосистемы на загрязнение, поскольку экологический ущерб определяется реакцией на повышенные уровни ртути биологических компонент ценоза. Ранее были рассмотрены возможные последствия повышенных

Таблица 1

Коэффициенты накопления (КН) ртути различными звеньями водной экосистемы

Объект исследования	Коэффициент накопления	Источник	Объект исследования	Коэффициент накопления	Источник
Фитопланктон	10—130	[15]	Рыбы	235—2700	[15]
	350—550	[21]		200	[35]
Высшие растения	14—105	[21]		900	[23]
				11—36	[16]
Зоопланктон	300—2240	[45]		17—280	[39]
Бентос	133—2240	[15]		900—1900	[46]
	100—130	[39]			

уровней ртути для наземных экосистем [3, 4]. Остановимся на водных экосистемах, поскольку именно здесь следует ожидать наиболее значительные экологические сдвиги, связанные с уменьшением продуктивности биологических сообществ или даже с изменением их структуры.

Выделение экологически значимого элемента неизбежно связано с исключительным видовым многообразием и сложностью межвидовых отношений в водоеме. Поэтому с точки зрения процессов обмена ртути в ценозе и возможного ее токсического действия целесообразно рассматривать водоем не как совокупность отдельных видов и классов биологических объектов, а как отдельные звенья ценоза, обладающие сходными биогеохимическими функциями, прежде всего по признаку трофичности. При таком рассмотрении роль каждого выделяемого трофического уровня в распределении ртути и ее соединений по компонентам водоема, а также в судьбе самой водной экосистемы определяется следующими факторами: 1) уровнями накопления ртути, 2) темпами накопления ртути каждым из рассматриваемых уровней, 3) биомассой выделяемого трофического звена, 4) влиянием ртути на биологическую продуктивность звена.

Кумулирующая способность гидробионтов часто характеризуется коэффициентом накопления КН, равным отношению концентрации токсического вещества в определенном виде гидробионтов к концентрации этого вещества в воде:

$$\text{КН} = \frac{C_{\text{г}}}{C_{\text{в}}}, \quad \frac{\text{мг/кг}}{\text{мг/л}}. \qquad (6)$$

В табл. 1 приведены КН для отдельных компонентов водоема. Существует мнение, что концентрация ртути в различных трофических уровнях увеличивается по мере передвижения по пищевой цепочке. Однако полученные данные показывают, что подобное явление справедливо лишь для самых высоких трофических уровней (хищные рыбы). Низкие уровни (фитопланк-

Таблица 2

Чувствительность к ртути отдельных звеньев водной экосистемы

Концентрация ртути, мкг/л	Соединение ртути	Объект исследования	Показатель токсичности	Источник
		Фитопланктон		
10	Неорг.	*Clomydemenas* C.P.	50 %-ное снижение фотосинтеза	[38]
10	То же	*Clorella* S.P.	То же	То же
10	»	*Phalodactylum* t.r.	»	»
1,0	Орган.	»	»	[33]
5,0	»	*Nitzschia delicats* S.	»	»
5,0	Неорг.	Диатомовые	Снижение скорости фотосинтеза	[31]
5,0	То же	То же	Снижение продуктивности	[36]
1,0	»	»	20 %-ное снижение хлорофилла	[20]
5,0	»	»	30—40 %-ное снижение хлорофилла	»
10,0	»	*Euglena gracilis*	Задержка роста	[41]
1—2	Орган.	»	То же	»
1—2	Неорг.	*Campanilaria flexnose*	»	[14]
1÷10	»	*Aphanizomenon flos-agluos*	Подавление фотосинтеза	[27]
1÷5	Орган.	*Chlomydomenos* V.	Задержка развития	
5,0	Неорг.	Фитопланктон	70 %-ное снижение фотосинтеза	[12]
0,1÷10,0	То же	»	Эффекты нарушения жизнедеятельности	[13]
		Зоопланктон		
5,0	»	Зоопланктон	Снижение численности	[32]
5,0	»	Копеподы	»	[31]
10,0	»	*Artemia salina*	Снижение продолжительности жизни	[26]
1÷5	Орган.	»	Снижение плодовитости	[26]
10,0	Неорг.	Зоопланктон	Нарушение плодовитости	[13]
		Рыбы		
75,0	То же	Личинки карпа	Отклонение в поведении	[17]
5,0	»	Молодь кеты	Задержка роста	[35]
30,0	»	Фундулюс	Отклонение в развитии	[44]
0,1÷10	»	Рыбы	Нарушение жизнедеятельности	[13]
5,0	»	Форель	Изменение формулы крови	[25]

тон, зоопланктон, рыбы первого трофического уровня) не показывают столь выраженной зависимости [24].

Количество ртути, накопление отдельными звеньями водной экосистемы, определяется не только скоростью прямых процессов аккумуляции металла данным трофическим уровнем, но и временными характеристиками таких естественных биологических процессов, как скорость возрастания и отмирания биомассы трофического уровня, выедания его животными более высоких трофических уровней и т. д. Иначе говоря, совокупностью всех биотических и абиотических факторов среды. В опытах с радиоактивной ртутью было показано, что непосредственные процессы аккумуляции ее клетками фитопланктона и высшими водными растениями протекают настолько быстро, что в течение 12—14 дней наступает насыщение гидробионтов ртутью [7]. По данным Е. А. Тимофеевой-Ресовской [18], водоросли, культивируемые в водной среде, содержащей соли ртути, уже через 48 ч аккумулируют свыше 50 % этого металла. Поэтому в дальнейшем можно считать, что накопление ртути фитопланктоном и водорослями определяется естественными процессами динамики биомассы этих компонентов водной экосистемы.

Остановимся далее на чувствительности отдельных компонент водоема к ртути и ее соединениям. В литературе имеется значительное количество данных о токсичности ртути, выраженных в уровнях летальности. Естественно, что подобные концентрации ртути реально могут иметь место в особых случаях, связанных с аварийными ситуациями или специальными сбросами отходов в пруды-отстойники. В современных условиях, когда промышленные выбросы ртути во внешнюю среду достаточно жестко регламентированы санитарными нормами, наибольшую экологическую значимость могут иметь эффекты, наблюдаемые при достаточно низких концентрациях ртути, лишь в 10—100 раз превышающих естественные уровни в водоеме.

В табл. 2 приведены данные различных авторов о действии низких доз ртути на функционирование отдельных звеньев экосистемы. Полученные результаты нельзя считать исчерпывающими, однако они дают общее представление о действии так называемых пороговых доз ртути, при которых наблюдается проявление устойчивых эффектов нарушения жизнедеятельности или воспроизводительной способности водных организмов. Характерно, что при подобных, достаточно низких, уровнях воздействия отдельные физиологические показатели фитопланктона, зоопланктона, бентоса и рыб примерно в равной мере ингибируются присутствующей в воде ртутью.

Рассматривая экологические последствия поступления ртути в водоем, необходимо отметить, что ни один из выделенных нами в табл. 1 трофических уровней, вероятно, не обладает ярко выраженной способностью преимущественного накопления ртути. Так же трудно выделить наиболее чувствительное к ртути

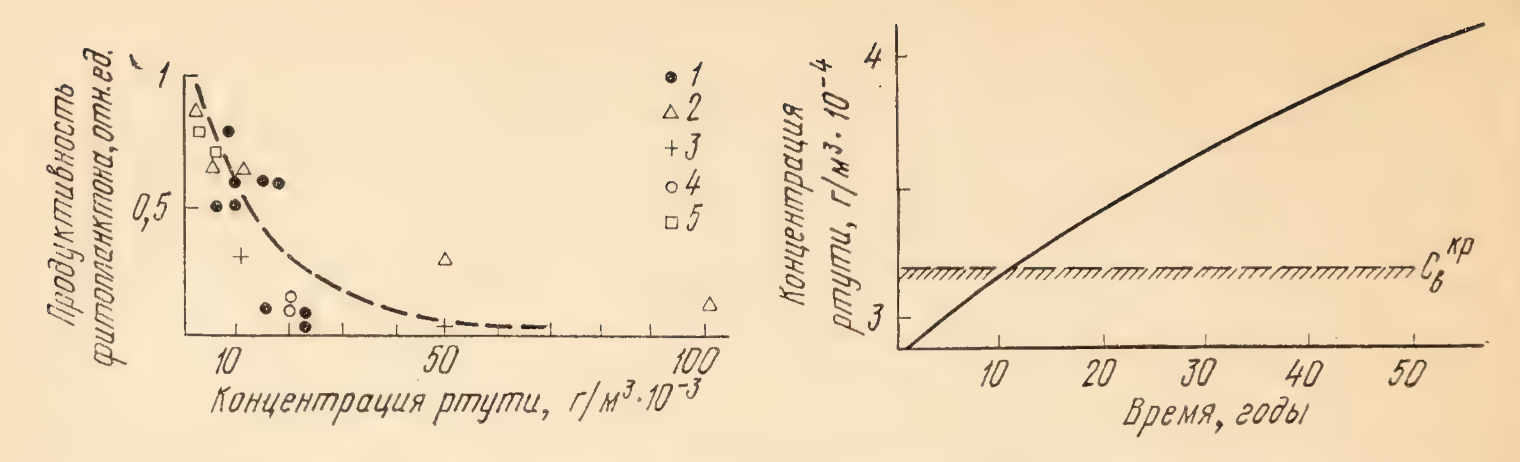


Рис. 3. Снижение продуктивности фитопланктона в зависимости от концентрации в воде неорганической ртути.

1 — по данным [32], *2* — [12], *3* — [14], *4* — [38], *5* — [20].

Рис. 4. Возрастание концентрации ртути в воде водоема.

$C_в^{кр}$ — критический уровень ртути (см. объяснения в тексте).

звено водной экосистемы. Биомасса фитопланктона в десятки раз и более превышает биомассы других трофических уровней. Первичная продуктивность водоема в значительной мере определяется данным компонентом, поэтому можно считать, что именно это звено экосистемы является ключевым в распределении и трансформации ртути в водоеме и в значительной мере определяет экологическую судьбу остальных компонентов системы и всего водоема в целом.

Анализ данных ряда авторов позволил установить зависимость снижения интенсивности фотосинтеза фитопланктона от концентрации неорганических солей ртути в воде (рис. 3). Аналитически эта зависимость может быть выражена так:

$$D = D_0 \exp(-\alpha C_в). \qquad (7)$$

При концентрации ртути 10^{-6} г/л или менее интенсивность фотосинтеза максимальна ($D = D_0 = 1$). Параметр α равен 69,3 м³/г.

Последствия загрязнения водных экосистем антропогенной ртутью

Трудно предусмотреть и тем более количественно оценить все последствия повышенного поступления ртути антропогенного происхождения в водные экосистемы. Многокомпонентность системы и сложные взаимоотношения между звеньями не поддаются точному количественному учету. Тем не менее очевидны последствия такого воздействия: 1) снижение первичной продуктивности водоема и, как следствие этого, уменьшение рыбных запасов; 2) накопление ртути отдельными компонентами водного ценоза, что приводит к невозможности для человека пищевого потребления продукции водоема.

Остановимся последовательно на каждом из ожидаемых последствий.

Снижение кормовой базы водоема

Фитопланктон — первичное звено водных экосистем, которое определяет первичную продукцию всей системы. Можно считать, что отмеченное выше снижение интенсивности фотосинтеза приведет к однозначному снижению первичной продукции фитопланктона ($P_{фп}$). Продукция фитопланктона и его биомасса не остаются постоянными в различные сезоны года и могут изменяться в течение ряда лет. Однако в наших целях можно говорить о стационарном состоянии, когда вся продукция фитопланктона потребляется зоопланктоном или расходуется на собственные энергетические нужды. В этих условиях биомасса фитопланктона остается постоянной, как и биомасса зоопланктона. Вероятно, не для любого момента времени (не во все сезоны года) это условие сохраняется, однако для значительных интервалов времени, включающих десятки лет, такое допущение можно признать оправданным.

Количественные оценки снижения уровня кормовой базы последовательно включают следующие этапы:

1) оценка концентрации ртути в водоеме для различной интенсивности промышленных выбросов и длительности загрязнения (3)—(5);

2) снижение интенсивности фотосинтеза фитопланктона при прогнозируемых уровнях ртути в водоеме (7);

3) оценка рыбной продуктивности водоема в изменившихся условиях.

Для этого можно использовать методические подходы и численные значения параметров математической модели водной экосистемы, предложенной Г. Г. Винбергом и С. И. Анисимовым [5]. Возможны и иные методы оценки рыбной продуктивности [6].

Накопление ртути ихтиофауной водоема

Кроме отмеченного выше токсического действия ртути на биологическую продуктивность водоема, неизбежным последствием поступления повышенных уровней ртути является накопление ее различными звеньями водоема. Эти повышенные уровни токсического металла при достижении некоторых предельных значений делают невозможным пищевое потребление продукции водоема.

Полученные различными авторами значения КН варьируют в широком диапозоне — от 10 до 2700. Подобный разброс данных связан, вероятно, с различием условий обитания рыб и их различным видовым составом. Это обстоятельство в значительной мере усложняет возможность корректных оценок ожидаемых уровней накопления ртути. В дальнейшем примем некоторый, достаточно произвольный уровень КН=700—2500.

Отправным моментом наших дальнейших рассуждений должна быть санитарно-гигиеническая норма содержания ртути в рыбе для Советского Союза (0,5 мг/кг). Соответствующая этому содержанию концентрация ртути в воде водоема может быть определена как

$$C_{в}^{кр} = \frac{0{,}5}{700 \div 2500} = (2 \div 7) \cdot 10^{-4},\ г/м^{3}. \qquad (22)$$

Полученная таким образом критическая концентрация ртути в воде приводит к накоплению в рыбе этого элемента на уровне ПДК ртути в рыбе, т. е. к невозможности ее потребления человеком.

Необходимо отметить, что при принятых нами значениях КН получены концентрации ртути в воде в два-четыре раза меньше, чем по санитарно-гигиеническим нормам на техническую и питьевую воду. При этих концентрациях нельзя ожидать также какого-либо проявления токсичности у отдельных звеньев экосистемы (см. табл. 2). Существенным является также то, что, не располагая достаточно надежными данными о видовой специфике накопления ртути рыбами, мы вынуждены принять в дальнейшем, что критическая концентрация ртути в воде приводит к накоплению предельных уровней ртути во всей рыбе водоема, т. е. к непригодности к пищевому потреблению всей рыбной продукции.

Примерный расчет экологического ущерба от промышленных выбросов ртути

Рассмотрим конкретный пример оценки экологического ущерба от промышленных выбросов ртути в воздух. Исходными данными при этом должны быть следующие:

А. Характеристика источника антропогенных выбросов Hg. Предполагаем, что мощность атмосферных выбросов ртути составляет В = 300 кг/нед. Примерно подобный уровень выбросов ртути следует ожидать при работе крупной тепловой электростанции, действующей на угле. Отсутствуют промышленные стоки ртути в водоем.

Б. Характеристика рассматриваемого региона. Концентрация ртути в атмосфере и почве для контрольного района составляет соответственно $C^{0}_{воз} = 10^{-8}$ г/м³ и $C^{0}_{поч} = 10^{-7}$ г/см³. Рассматриваем площадь региона, ограниченную расстоянием $R = 15$ км. Доля суши в регионе примем равной $\Phi = 0{,}95$.

В. Характеристика водоема. Концентрация ртути в воде контрольного водоема или до начала промышленного загрязнения составляет $C^{0}_{в} = 5 \cdot 10^{-5}$ г/м³. Общая площадь озера 3,5 тыс. га при средней глубине 3 м. Средний коэффициент накопления ртути рыбой в водоемах подобного типа можно принять равным 1500.

Г. Принятые нами параметры. Скорость осаждения ртути примем равной 1,4 1/нед. В условиях антропогенных выбросов эта величина в два раза меньше: $k^{а}_{воз}=0{,}7$ 1/нед. [1]. Скорость вымывания ртути из почвы может быть принята равной $k_{В}=3\cdot10^{-4}$ 1/нед.

Примем следующую последовательность расчета:

1. Из условия стационарности для контрольного района оцениваем $k_{П}=5{,}85\cdot10^{-4}$ 1/нед.

2. Из тех же условий стационарности контрольного района определяем по уравнению (2) естественное поступление ртути в почву: $Q_{Е}=1{,}44\cdot10^{-10}$ г/см³·неделя.

3. Аналогично по уравнению (3) определяем скорость сорции ртути гидробионтами и донными отложениями водоема ($k_{Г}=0{,}83$ 1/неделя).

4. Средняя концентрация ртути в воздухе рассматриваемого региона при заданных уровнях атмосферного выброса определяется из уравнения (5): $C^{а}_{воз}=7{,}7\cdot10^{-8}$ г/м³.

5. Среднее поступление ртути в воздух за счет промышленных выбросов ($\overline{Q}^{А}=5{,}32\cdot10^{-8}$ г/м³ неделя).

Таким образом, система дифференциальных уравнений (1)—(3) с параметрами, определенными выше, позволяет рассчитать динамику накопления ртути в каждом блоке модели. Результаты подобной имитации для концентрации ртути в воде водоема представлены на рис. 4. Как следует из расчетов, при мощности атмосферных выбросов ртути 300 кг/нед. в течение 100 лет содержание ртути в воде возрастает примерно в 10 раз.

Оценим снижение кормовых ресурсов водоема. По выражению (7) в течение этого периода снижение интенсивности фотосинтеза фитопланктона не превысит 4—5% первоначального значения. Ожидаемое снижение первичной продуктивности водоема и связанное с этим снижение его кормовой базы будет незначительным, поэтому в рамках предлагаемого метода им можно пренебречь.

Иначе обстоит дело с накоплением ртути рыбой водоема. При принятом нами КН=1500 критическая концентрация ртути в воде будет $C^{кр}_{в}=3{,}3\cdot10^{-4}$ г/м³. Этот уровень ртути будет достигнут в водоеме спустя 10—12 лет после начала загрязнения района. Можно считать, что с этого момента продукция водоема будет непригодна для пищевого потребления человеком.

Проведенные оценки позволяют перейти к стоимостному выражению экологического ущерба. Исходным для этого должны быть данные по рыбопродуктивности рассматриваемого водоема. Если речь идет о мезотрофном водоеме плотвично-окуневого типа, то при средней продукции зоопланктона 1400 кг/га суммарная биомасса рыбы составит около 300 кг/га, а ежегодный прирост рыбной биомассы может быть принят близким к 200 кг/га.

Если рассматривать водоем, заселенный только аборигенными видами рыбы, то уловы будут близки к 40 кг/га (в том числе мелкого частика $\sim$30 кг/га). В результате загрязнения водоема вся продукция будет непригодной для пищи, стоимость которой при площади водоема 3,5 тыс. га и стоимости мелкого частика 0,4 руб/кг, а крупного 0,9 руб/кг составит около 73,5 тыс. руб. ежегодно.

При разведении в водоеме товарной рыбы (пелядь, муксун, карп) соответствующие экономические потери будут более значительными.

Заключение

В настоящей статье рассмотрены некоторые подходы к оценке возможного экологического ущерба, который следует ожидать в случае промышленного загрязнения водных экосистем ртутью. При оценке возможных последствий мы исходили из следующего.

Непосредственное токсическое действие ртути на функционирование биологических компонент водоема проявляется прежде всего в подавлении фотосинтезирующей способности фитопланктона. Связанное с этим снижение первичной продуктивности водоема и, как следствие этого, уменьшение его кормовой базы может привести к ограничению рыбных запасов.

Загрязнение водоема ведет к повышению концентрации ртути в рыбе, что исключает пищевое потребление ее человеком. Строго говоря, проблема пищевого потребления продукции водоема человеком выходит за рамки обсуждаемых экологических последствий загрязнения водных экосистем ртутью. Однако суть человека как биологического объекта, с одной стороны, и социальная уникальность человеческой популяции, с другой, требуют обеспечения безопасности именно этого элемента биосферы.

Применяемый нами метод математического моделирования неизбежно связан с определенными, часто существенными упрощениями и произвольностью в выборе некоторых параметров. Это связано прежде всего с ограниченностью современных знаний по механизмам обмена и токсического действия тяжелых металлов вообще и ртути, в частности. Однако необходимость уже сегодня предвидеть те последствия, которые могут иметь место при различных уровнях загрязнения природной среды, в известной мере оправдывают применяемый метод.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамовский Б. П., Анохин Ю. А., Ионов В. А. и др. Глобальный баланс и предельно-допустимые выбросы ртути в атмосферу.— В кн.: Всесторонний анализ окружающей природной среды: Труды II Советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1976, с. 35—49.

2. Акопов Э И., Ивашевская О. И., Корженко В. И. О круговороте тяжелых металлов в биосфере.— В кн.: Биогеохимические циклы в биосфере. М.: Наука, 1976, с. 272—283.

3. Безель В. С. Некоторые подходы к экологическому прогнозированию последствий промышленного загрязнения ртутью наземных экосистем.— Экология, 1982, № 5.

4. Безель В. С. Поступление ртути в наземные биоценозы и оценка возможных последствий этого для популяции грызунов.— В кн.: Экологический мониторинг и моделирование экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, IV, с. 41—58.

5. Винберг Г. Г., Анисимов С. И. Математическая модель водной экосистемы.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966, с. 213—222.

6. Винберг Г. Г., Кобленц-Мишке А. В. Проблемы первичной продукции водоемов.— В кн.: Экология водных организмов. М.: Наука, 1966, с. 50—62.

7. Гилева Э. А. О накоплении некоторых химических элементов пресноводными водорослями.— В сб.: Проблемы радиационной биогеоценологии. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1965, с. 5—29.

8. Глобальный баланс ртути в биосфере/Ю. А. Анохин, Г. Н. Вронская, И. Я. Николишин и др. Обнинск: Всесоюзный ин-т гидрометеорологической информации. Информационный центр, 1978. 23 с.

9. Критерий санитарно-гигиенического состояния окружающей среды, ч. I. Ртуть. Женева. ВОЗ, 1979 г. М.: Медицина, 1979. 272 с.

10. Куклин Ю. С., Коробейникова Л. Г. Оценка выпадений ртути от отдельного промышленного источника по результатам анализа снега.— Труды Ин-та экспериментальной метеорологии, 1978, вып. 9(82), с. 26—28.

11. Мелехина В. П. К вопросу гигиенического обоснования санитарного разрыва от предприятий, изготавливающих приборы с ртутью — Гигиена и санитария, 1960, № 7, с. 71—74.

12. Николишин И. Я. Возможность использования растений в качестве индикаторов накопления и действия тяжелых металлов в экологическом мониторинге.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем, I. Л.: Гидрометеоиздат, 1978, с. 42—56.

13. Патин С. А. Влияние металлов на морские организмы и сообщества: эколого-токсические аспекты глобального мониторинга.— В кн.: Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1979, вып. 3, с. 160—166.

14. Патин С. А., Ткаченко В. Н., Ибрагим А. М., Федорова Л. Ф. Влияние некоторых металлов на первичную продукцию прибрежной зоны Каспийского моря.— Океанология, 1974, вып. 14, № 1, с. 91—93.

15. Радиохемоэкология Черного моря/Под ред. Г. Г. Поликарпова. Киев: Наукова думка, 1977. 310 с.

16. Рауба И., Манюкас И., Марозене О. Исследование загрязнений ихтиофауны ртутью.— В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975.

17. Столярова С. А. Влияние различных концентраций ртути на личинок карпа.— В кн.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977, с. 325—226.

18. Тимофеева-Ресовская Е. А. Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоемов. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1963. 77 с.

19. Чегренец Г. Я. Гигиеническое значение циркуляции ртути во внешней среде в связи с промышленными выбросами и применением ртутьорганических ядохимикатов в сельском хозяйстве: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Днепропетровск, 1971. 22 с.

20. Asam F., Vacero R. F., Gillesiee P. A. et al. Controlled ecosystem pollution experiment: effekt of mercury on enclosed water columns.— Mar. Sci. Communs., 1977, vol. 3, N 4, p. 313—329.

21. Augier H., Gilles G., Ramonda C. Contribution à l'étude de la teneur on mercury du thalle et d'une preporation commerciall a usage

agricole de lálgue brune Ascophyllum nodosum le lolis expoitec en Bretague.— Bot. Mag., 1978, vol. 21, N 7, p. 413—416.

22. Cherry D. S., Gulthric R. K. Toxic metals in surf ase water from coal ash.— Watee Resour Bull., 1977, vol. 13, N 6, p. 1227—1236.

23. Chodyniecki A., Protasowicki M. Der Quecksilbergehalt in muskeln des Karpfen — *Pypinus carpio* L. als indikator der Wasserverunreinigung.— Acta Hydrochem. Hydrobiol., 1978, Bd 6, N 2, S. 175—179.

24. Corcors G., Cahn P., Siler W. Mercury concentrations in fish, plankton and water from three Western Atlantic.— J. Fish. Biol. 1973, vol. 5, N 6, p. 641—647.

25. Cotta R. M., Amiranto G. A. Effetto di $HgCl_2$ sul guadro ematico, immunologico sierologico di trota iridea.— Bull. Zool., 1976, vol. 43, N 4, p. 363—364.

26. Cunniukham P. A., Grosch D. S. A comparative study of the effects of mercury chloride and methyl mercury chloride on reproductive performance in the briac shrimp Aretemia salina.— Environ. Pollut., 1978, vol. 15, N 2, p. 83—99.

27. Delcourt A., Mestre J. C. The effect of phenilmercuric acetate on the growth of chlamydomonas variabillties.— Dang. Bull. Environ. Contram. Toxicol., 1978, vol. 20, N 2, p. 145—148.

28. Fagerstrom T., Jernelov A. Some aspects of the quantitative ecology of mercury.— Water Research Pergamon Press., 1972, vol. 6, p. 1193—1195.

29. Gardner W. S., Kendall D. r., Odum R. R., et al. The distribution of methyl mercury in a contaminated salt marsh ecosistem.— Environ Pollut., 1978, vol. 15, N 4, p. 243—251.

30. Gotch S., Koga H. Mercury in rice sols developed on saga polder lands, northern Kunshu Japan.— Plant Soil., 1977, vol. 47, N 1, p. 43—61.

31. Grice G., Menzel D. W. Controlled ecosystem pollution experiment summary of results.— Mar. Sci. Commun., 1978, vol. 4, N 1, p. 23—31.

32. Harrison W. G., Renger E. H., Eppley R. W. Controlled ecosystem pollution: effect of mercury on enclosed water columus.— Mar. Sci. Commun., 1978, vol. 4, N 1, p. 13—22.

33. Harriss R. C., White D. B., Mac Farlane R. B. Mercury Compounds Reduce Photosynthesis by Plancton.— Sci., 1970, N 3959, p. 56—57.

34. Hattula M. L., Sarkka J., Janatuinen J., Paasivirta J. Total mercury and mercury contents in fish from lake Paijanne.— Environ. Pollut., 1978, vol. 17, N 1, p. 19—29.

35. Koeller P. A., Wallace G. T. Controlled ecosystem pollution experiment: effect of mercury on euclose water columns.— Mar. Sci. Commun., 1977, vol. 3, N 4, p. 395—406.

36. Kuiper J. An experimental approach in studying the influence of mercury on North See coastal plankton community.— Helgoland Wiss. Meeresuntersuch., 1977, vol. 30, N 1—4, p. 652—665.

37. Matsunaga K. Concentration of mercury by three species of fish from Japanese rivers.— Nature, 1975, vol. 257, p. 49—56.

38. Nuzzi R. Toxicity of mercury to phytoplankton.— Nature, 1972, vol. 237, N 5349, p. 38—39.

39. Prabhu N., V. Hamdy M. K. Behavior of mercury in biosystem. Uptake and concentration in food-hain.— Bull. Environ Contam. Toxicol., 1977, vol. 18, N 4, p. 409—410.

40. Stebbing A. R. D. The effect of low metal levels on a clonal hydroid.— J. Mar. Biol. Assoc., 1976, vol. 56, N 4, 977—994.

41. Simeray J., Delcourt A., Mestre J. C. Influence de trois derives mercuriels sur la croissance *Euglena gracills*.— C. V. Soc. Biol., 1977, vol. 171, N 4, p. 901—906.

42. Sundby B. Equilibrium concentrations of methylmercury in Ottawa River sediments.— Nature, 1977, vol. 270, N 5636, p. 419—420.

43. Wallin T. Deposition of airborne mercury from six swedish chloral-

kail plante surveyed by mase analysis.— Environ. Pollut., 1976, vol. 10, N 2, p. 101—114.
44. Weis H. V., Chew K., Guttman M., Host A. Mercury in the environ of the North Slope of Alaska.— Coast Shelf-Beufort Sea Arlington, 1975, p. 737—746.
45. Weis J. S., Weis P. Effects of heavy metals on development of the killifish *Funaulus heteroclitus*.— J. Fish. Biol., 1977, vol. 11, N 1, p. 4954—4957.
46. Wiesner E. Hohe Quecksilberwerte bei Fischen der Donam und Sechstane in Nordschwahen.— Veröfent. Inst. Kusten-Binenfisch., 1972, Bd 53, S. 90—99.
47. Wood M. Biological Cicles for Toxic Elements in the Environment.— Sci., 1974, vol. 183, N 4129, p. 1049—1053.
48. Wood T. M. Synthesis of Methyl-mercury compounds by Extracts of a Methanogenic Bacterium.— Nature, 1968, vol. 220, N 173.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. С. Смирнов. Анализ возрастной структуры позвоночных животных 3

Н. С. Корытин, Н. Н. Соломин. Оценки выживаемости и скорости роста численности в популяциях лисиц из Предуралья и Зауралья 19

В. Г. Монахов. Избирательность промысла соболя в Северном Зауралье 29

О. А. Лукьянов, О. Ф. Садыков. Избирательность отлова функциональных групп лесных полевок и ее влияние на оценку демографической структуры . . 38

О. А. Лукьянов, О. Ф. Садыков. Влияние уровня численности на улавливаемость лесных полевок . . 53

В. С. Безель, Т. С. Егорова, Э. Г. Плотко. Критические уровни тяжелых металлов в организме грызунов и оценка состояния популяции 61

В. Г. Неганов. Численность и распространение волка в Пермской области 73

А. Я. Бондарев. К характеристике размножения волков Алтая и юга Западной Сибири 78

С. Е. Раменский, И. Г. Гурский, М. П. Павлов. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке 92

В. С. Смирнов, В. К. Гарбузов. Различия в размерах волков из разных регионов страны и в зависимости от пола и возраста животных 103

С. Е. Раменский. Связь общей численности, фазы цикла и размеров прибылых на примере песца 112

В. И. Беляев. Степень соответствия экспоненциального и степенного уравнений для описания роста молоди карпа в длину 127

В. И. Беляев. Соотношение между длиной и весом тела в онтогенезе молоди карпа 134

В. С. Безель, Ю. Г. Андреяшкин, М. Н. Коршун, В. А. Скрипник. К вопросу оценки последствий загрязнения водных экосистем промышленными выбросами ртути 141

**КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ
В ЭКОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ**

*Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО УНЦ АН СССР*

Редактор Т. П. Бондарович
Обложка художника М. Н. Гарипова
Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Корректоры Е. М. Бородулина, Г. Н. Старкова

РИСО УНЦ № 1187—20(83). Сдано в набор 17.08.82. НС 23114. Подписано к печати 5.05.83. Формат 60×90[1]/16. Бумага типографская № 1. Усл. печ. л. 10. Уч.-изд. л. 10,5. Тираж 800 экз. Заказ 413. Цена 1 р. 60 к.

РИСО УНЦ АН СССР. Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий»,
Свердловск, пр. Ленина, 49.


WELLCOME
LIBRARY
INSTITUTE



1 р. 60 к.